ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 68

2

ФЕВРАЛЬ



«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1983

Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Э. Н. Липпа* и *Т. А. Румянцева*

Сдано в набор 10.11.82. Подписано к печати 21.01.83. М-18877. Формат бумаги $70 \times 108^{1}/_{16}$.
Бумага № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Печ. л. 9 + 4 вкл. ($^{1}/_{2}$ п. л.). Усл. печ. л. 13.30.
Усл. кр.-отт. 13.74. Уч.-изд. л. 16.39. Тираж 2283. Тип. зак. 1948.

Издательство «Наука», Ленинградское отделение
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

УДК 581.4 : 581.331.2 : 582.671.12

Л. А. Куприянова, В. Ф. Тарасевич

МОРФОЛОГИЯ ПЫЛЬЦЫ СОВРЕМЕННЫХ И ИСКОПАЕМЫХ ВИДОВ РОДА *NELUMBO (NELUMBONACEAE)*

L. A. KUPRIANOVA, V. F. TARASEVICH. POLLEN MORPHOLOGY OF RECENT AND FOSSIL SPECIES OF THE GENUS *NELUMBO* (*NELUMBONACEAE*)

Проведено изучение морфологии пыльцевых зерен рода *Nelumbo* со световым и электронным сканирующим микроскопами в связи с вопросами систематики рода. Установлены два подтипа пыльцы: «lutea» и «nucifera». Изучалась индивидуальная изменчивость пыльцевых зерен современных и ископаемых видов, позволяющая высказать мнение о родственных связях видов рода *Nelumbo*. Описан ископаемый вид по пыльце из среднего миоцена Тамбовской обл. — *N. europaea*, близкий к современному *N. lutea*. Публикуется карта находок ископаемой пыльцы рода *Nelumbo*.

Род *Nelumbo* Adans. — представитель древнейшей группы покрытосемянных растений; его современные виды — реликты. Лотос — одно из красивейших растений земного шара, может быть, поэтому его многократно рисовали и фотографировали, описывали, занимались его систематикой и изучением ископаемых остатков. В данной статье мы показываем разнообразие пыльцевых зерен лотоса, их микро- и ультраструктуру в целях изучения систематики рода и более точного определения пыльцы современных и ископаемых видов.

В наши дни большинство исследователей считают, что существуют только два вида лотоса: *Nelumbo lutea* Willd. — лотос желтый, американский, и *N. nucifera* Gaertn. — лотос орехоносный розовый, азиатско-австралийский.

Затруднения в изучении видов лотоса возникают особенно в связи с неполнотой гербарных образцов этого растения, что обусловлено наличием огромных листьев, массивного цветоложа, очень крупных цветков, легко теряющих естественную окраску при сушке.

В. Л. Комаров (1904), описывая для флоры Маньчжурии дальневосточный лотос под названием *Nelumbium speciosum* Willd., заметил сходство его с каспийским. Он уверенно отличил дальневосточный вид от тропического — лотоса орехоносного, указав при этом, что венчик у дальневосточного вида никогда не бывает белым, а лепестки заостренными.

А. А. Гроссгейм в 1940 г. опубликовал работу «Лотос в СССР». Он пришел к выводу, что в СССР растут два вида лотоса в двух далеко расположенных друг от друга районах. *N. caspica* (Fisch. ex DC.) Fisch., растущий в дельте р. Волги и в устье р. Куры, имеет розовые немногочисленные лепестки, иногда с желтоватым оттенком; каспийский лотос, описанный еще в 1823 г. Ф. Б. Фишером, был забыт и только после большого перерыва снова был приведен во «Флоре Юго-Востока европейской части СССР» (Шипчинский, 1930). Другой вид лотоса, который Гроссгейм (1940) описал как новый вид — *N. komarovii* Grossh., произрастает на советском Дальнем Востоке. *N. komarovii* за пределами СССР известен в Китае и, возможно, в Японии; южная граница его распространения не была установлена. *N. komarovii* был признан систематиками (Ворошилов, 1966; Воробьев и др., 1966; Харкевич, Качура, 1981). Действительно, это хороший вид. Он отличается как от тропического *N. nucifera*, так и от *N. caspica* рядом признаков и особенно бо́льшим числом плодов в цветоложе (плодоложе).

На юге Китая, в провинции Юньнань, проходит северная граница распространения тропического вида *N. nucifera*. Этот вид является азиатско-австралийским, он занимает огромный ареал (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Виды рода *Nelumbo*, их различительные признаки, географическое распространение и климат

Вид	Форма и число лепестков	Цвет лепестков	Число ячеек в цветоложе	Географическое распространение	Климат
Nelumbo nucifera	Острые, наружные крупные, в числе до 15, внутренние короче, многочисленные, 30—35	Розовый, темно-розовый, белый *	(12) 15—20 (23)	КНР (пров. Юньнань), полуострова Индокитай и Индостан, южная Япония, о. Шри-Ланка, Филиппины, острова Малайского архипелага, северо-восточная Австралия	Тропический
N. komarovii	Тупые, на верхушке закругленные, все одинаковые, обычно в числе 18—20	Ярко-розовый или лилово-розовый	(23) 27—29 (35)	СССР (Хабаровский и Приморский края), северо-восток КНР, возможно, Северная Япония	Умеренный
N. caspica	Тупые, на верхушке закругленные, все одинаковые, обычно не больше 16—18	Бледно-розовый иногда с желтоватым оттенком	(10) 14—18 (20)	СССР (в дельте Волги и устье Куры), Иран (южный берег Каспийского моря)	Умеренный
N. lutea	Тупые, на верхушке закругленные, все одинаковые, обычно 20 или более	Светло-желтый	7—14	Юго-восток Северной Америки, Центральная Америка, острова Карибского моря, север Южной Америки	Умеренный субтропический и тропический

* Белый цвет встречается в основном у культурных форм.

N. lutea (*N. pentapetala* Willd., по Willis, 1973) распространен в приатлантической Северной Америке, в Центральной Америке и на севере Южной Америки. По-видимому, *N. lutea* не монотипен и, возможно, распадается на отдельные виды.

При сопоставлении основных систематических признаков разных видов лотоса выяснилось, что наибольшее сходство лотос желтый имеет с лотосом каспийским. Это сходство проявляется в числе плодов, расположенных в ячеях цветоложа, — у обоих видов оно почти одинаково, в небольшом числе лепестков, в их широких закругленных верхушках и даже иногда в желтоватом оттенке обычно розовых лепестков у лотоса каспийского (León Hño, Hño Alain, 1951) (табл. 1).

Описание морфологии пыльцевых зерен рода *Nelumbo*

Пыльцевые зерна, как правило, меридионально 3-бороздные (редко с круговой, экваториальной бороздой или с двумя бороздами, соединенными концами, и третьей отдельной, более короткой); широкоэллипсоидальные; в очертании с полюса 3-лопастные или почти округлые, с экватора эллиптические или широкоэллиптические, иногда асимметричные (один конец зерна шире другого); полярная ось (50.4) 61.0—84.2 (91.3), экваториальный диаметр — 43.2—79.1 мкм. Борозды узкие, 7.0—13.0 мкм шир., неглубоко погруженные, более или менее длинные, с параллельными краями, тупо- или оттянуто заостренными концами (рис. 2, *1*, *5*, *6* — см. вклейку), по всей длине закрыты лентовидным, скульптурным оперкулумом; скульптура на оперкулуме бугорчатая, отличающаяся от скульптуры поверхности, концы оперкулума не соединяются

с апокольпиумом (рис. 1, *1*, *5* — см. вклейку). Экзина толстая, 3.4—5.6 мкм толщ., перфорированно-покровная, несколько толще в центре мезокольпиумов или равномерно утолщенная и не утолщающаяся к краям борозд, контур экзины на оптическом разрезе мелкогородчатый или волнистый (рис. 1, *3*, *4*; 2, *2*); скульптура сетчато-бугорчатая; текстура в плане четковидноизвилистая (рис. 1, *6—8*; 2, *3*, *4*) или равномерно округло-пятнистая (рис. 1, *2*); надпокров тонкий, закрывает крупноголовчатые, 2-размерные стерженьки (колумеллы), равномерно расставленные или соединенные по 2, 3; ножки стерженьков недлинные, подстилающий слой толстый. Цвет пыльцевых зерен после ацетолиза светло-бурый до коричневого.

Данные СЭМ. Скульптура подтипа «lutea» — щелевидно-сетчатая, стенки сетки толстые, извилистые, гладкие, сверху плоские; ячеи узкие, извилистые, щелевидные, в их расширениях расположены глубокие ямки или отверстия (рис. 4, *5*, *6*; 5, *4—7*; 6, *3*, *4* — см. вклейки). Скульптура подтипа «nucifera» — сетчатая, стенки сетки толстые, извилистые, гребенчатые, сверху крупнобугорчатые и как бы запорошенные мелкими зернышками экзины (рис. 4, *1*; 6, *6*); ячеи широкие, более или менее округлые или продолговатые, извилистые, в глубине ячей одна или две ямки или отверстия (рис. 4, *2*, *5*; 6, *6*).

Тип рода — *N. nucifera* Gaertn. — описан из Индии.

Исследованные виды: *N. jamaicensis* — (СМ) Erdtman, 1943; *N. caspica* (СМ) Куприянова, 1948; *N. lutea*, *N. nucifera* — (СМ) Erdtman, 1952; *N. nucifera* — (СМ) Снигиревская, 1955; *N. nucifera* — (СМ) Ikuse, 1956; *N. nucifera* — (СМ) Морфология пыльцы растений Китая, 1960; *N. nucifera* — (СЭМ, ТЭМ) Ueno, Kitaguchi, 1961; *N. nucifera* — (СМ) Мейер, 1964; *N. nucifera* — (ТЭМ) Мейер, 1966; *N. nucifera* — (СМ) Nair, 1965; *N. nucifera* — (СЭМ) Снигиревская, 1971; *N. nucifera* — (СМ) Huang, 1972; *N. nucifera* — (СМ) Агабабян, 1973; *N. nucifera* — (СМ) Shimakura, 1973; *N. nucifera* — (ТЭМ) Flynn, Rowley, 1971; Rowley, 1975; *N. lutea* — (СЭМ) Walker, Doyle, 1975, 1976a, b; *N. caspica* — (СМ, СЭМ) Куприянова, 1976, 1978; Kuprianova, 1979; *N. nucifera* — (СЭМ) Снигиревская, 1980.

Обсуждение вопросов пыльцевой морфологии

Пыльца рода *Nelumbo* имеет ряд особенностей, обусловливающих вместе с другими признаками изолированное положение рода в системе покрытосемянных. Наиболее часто род *Nelumbo* относили к сем. *Nymphaeaceae*, затем были установлены особый порядок *Nelumbonales* и сем. *Nelumbonaceae*.

Ранее и в последнее время некоторые систематики сближали род *Nelumbo* с сем. *Podophyllaceae* (Hallier, 1912, по: Тахтаджян, 1966; Willis, 1973). Пыльцевые зерна представителей сем. *Podophyllaceae* отличаются от зерен представителей рода *Nelumbo* скульптурой, которая у всех видов этого рода толстостенно-сетчатая, тогда как у зерен *Podophyllaceae* скульптура полушаровидно-бугорчатая или крупношиповатая (Косенко, 1980).

Удивительное сходство скульптуры пыльцевых зерен имеется у рода *Nelumbo* и *Austrobaileya scandens* White; прекрасные микрографии этого рода недавно были опубликованы (Endress, Honogger, 1980). Интересно и то, что у пыльцевых зерен *A. scandens* скульптура поверхности экзины отличается от скульптуры поверхности оперкулума борозды. Для пыльцы семейств *Nymphaeaceae* и *Nelumbonaceae* эта особенность также характерна. Электронная микрография бугорчатой скульптуры борозды *Nelumbo* имеется в статье Н. С. Снигиревской (1971).

В строении апертур лотоса обнаруживается одна замечательная особенность, которую первым заметил J. Simpson (1937) при изучении ископаемой пыльцы *Nelumbo*, найденной в юрских бурых углях Шотландии. Он написал, что отличительной особенностью этого рода является то, что борозды не делят пыльцевое зерно на 3 равные части, как обычно бывает у 3-бороздных двудольных. Это замечание Simpson послужило поводом к возникновению сомнений о принадлежности юрских пыльцевых зерен *Nelumbo* к покрытосемянным (Hughes, Couper, 1958; Hughes, 1961). Снигиревская (1955) также отметила, что борозды у пыльцы *Nelumbo* иногда располагаются беспорядочно, имеют

различные длину и ширину, нередко сливаются своими концами, и даже встречаются зерна с одной бороздой. Л. А. Куприянова (1976; Kuprianova, 1979), изучавшая пыльцевые зерна каспийского лотоса, соединенные в тетраэдрические и квадратные тетрады, обнаружила зерна с одной экваториальной круговой бороздой.

У ископаемой пыльцы лотосов такие индивидуальные изменения также встречаются. В. Ф. Тарасевич, описавшая в данной статье новый вид лотоса из среднего миоцена (Тамбовская обл.), близкий по пыльце к *N. lutea*, заметила зерна, обладающие двумя слившимися бороздами (рис. 6, *2*). Можно предположить, что такая изменчивость всегда была характерной чертой лотоса желтого.

В связи с вопросом об изменчивости в строении апертур пыльцевых зерен лотоса представляют интерес статьи J. Flynn и J. Rowley (1971), а также Rowley (1975), посвященные развитию экзины пыльцевых зерен *Nelumbo*. Авторы указывают, что пробакулы и фибриллярный матрикс располагаются равномерно по всей поверхности микроспор, тогда как обычно апертуры образуются еще на ранних стадиях, в местах отсутствия примэкзины. Три кольпы у зерен *Nelumbo* формируются позднее, по-видимому, за счет местной редукции толщи экзины, и тем самым пыльца *Nelumbo* является исключением из общего правила.

До сих пор остается неясным вопрос, каким образом от дистально однобороздных билатеральных пыльцевых зерен могли возникнуть экваториальные бороздные радиально-симметричные зерна многочисленных двудольных. Между теми и другими не обнаружено переходов, и они сильно отличаются друг от друга. G. Erdtman (1960) обратил внимание на пыльцу только двух семейств — *Nymphaeaceae* s. l. и *Chloranthaceae*, у которых предполагал найти подобный переход. Проследить расположение апертур особенно удобно, когда пыльцевые зерна бывают собраны в тетрады. У некоторых семейств пыльцевые зерна после созревания остаются собранными в тетрады, но у большинства после созревания они распадаются, и проследить расположение апертур по отношению к полярной оси бывает трудно или почти невозможно. Как раз у двух указанных Erdtman семейств пыльцевые зерна обычно не сохраняются в тетрадах, а распадаются. Лишь в некоторых случаях удается среди зрелой пыльцы обнаружить зерна, собранные в тетрады.

Благодаря индивидуальной изменчивости пыльцы *Nelumbo* можно проследить переход от пыльцевых зерен с одной круговой бороздой к трехбороздным зернам.

Морфологические особенности пыльцевых зерен видов *Nelumbo* показаны в табл. 2. В пределах одного типа пыльцы рода *Nelumbo* установлены 2 подтипа — подтип «lutea» и подтип «nucifera», которые отличаются друг от друга на световом и на электронных уровнях исследований. Эти подтипы соответствуют не только видам *N. lutea* и *N. nucifera*.

1. Подтип «lutea» характеризуется равномерным расположением стерженьков под надпокровом, меньшим размером пыльцевых зерен — (50.4) 61.2—69.1 (72.0) мкм (СМ), стенками ячей гладкими, плоскими, широкими, с просветами ячей щелевидными, соединяющимися (СЭМ). К этому подтипу относятся *N. lutea* (рис. 1, *1—4*; 5, *3*, *4*, *7*) и ископаемый вид *N. europaea*, а также сближаемые с *N. lutea* розовоцветные виды — *N. caspica* (рис. 3, *1—3* — см. вклейку; 5, *1*, *6*) и *N. komarovii* (рис. 3, *4*, *5*; 5, *2*, *5*). Кроме того, сюда же относятся растения, собранные в Северо-Восточном Китае (рис. 1, *5—8*; 4, *5*) и Кашмире (рис. 3, *6*; 4, *4*, *6*), определяемые как *N. nucifera*. Они близки, по-видимому, *N. komarovii*. Последние по признакам пыльцевых зерен являются как бы средними между подтипами. Для них характерен четковидный рисунок текстуры (рис. 1, *5*, *8*), хотя их пыльцевые зерна имеют более широкие и гладкие стенки ячей.

2. Подтип «nucifera» характеризуется четковидным расположением стерженьков под надпокровом, бóльшим размером пыльцевых зерен — (72.1) 75.6—89.2 (91.3) мкм (СМ), стенками ячей гребенчатыми (рис. 6, *6*), крупнобугорчатыми, с мелкозернистой скульптурой на поверхности, просветами ячей

ТАБЛИЦА 2. Признаки пыльцевых зерен видов рода *Nelumbo*

Вид	Размер пыльцевых зерен, мкм		Толщина экзины, мкм	Текстура	Концы борозд	Форма пыльцевых зерен	Данные СЭМ		Исследованные образцы
	полярная ось	экваториальный диаметр					стенки ячей	просветы ячей	
Подтип «lutea»									
N. lutea	(50.4) 68.4—72.0	57.6—64.8	3.4—4.2	Равномерно округлопятнистая	Заостренные	Широкоэллипсоидальные	Гладкие, плоские	Извилистые щелевидные	Flora texana, 1851, № 662, Lindheimer
N. lutea *	64.8—68.4	43.2—54.0	3.4—4.2 (5.4)	То же	То же	То же	То же	То же	Cuba, prov. Las Villas, Soledad (cult.), 1932, № 6014, Acuna
N. lutea	(57.6) 61.2—64.8 (72.0)	43.2—54.0	4.2	» »	» »	» »	» »	» »	Cuba, Santiago, prov. Pinar del Rio, laguna Sabanalamar, 1968, № 1284, Moncada
N. caspica	(64.2) 72.0—73.1	64.8—72.0	3.6—4.4	Извилисточетковидная	Притупленные	» »	» »	Извилистые узкие	Астраханский заповедник, 1954, Снигиревская
N. caspica	(62.1) 64.2—68.4 (71.3)	64.8—67.5 (72.1)	3.4—3.6 (4.1)	То же	То же	» »	» »	» »	АзССР, около о. Кулагина, 1946, Дюжина
N. komarovii	(57.6) 61.0—69.1 (74.8)	43.2—50.4 (62.0)	3.4—4.5	» »	Тупо заостренные	» »	Гладкие или с небольшой зернистостью	Извилистые довольно широкие	Бывш. Приморская губ., Никольско-Уссурийский у., 1924, № 3507, Алисова
N. nucifera	(76.1) 72.9—86.4 (90.0)	72.0—80.5 (82.0)	3.4—3.6	» »	То же	» »	Гладкие, плоские	Широкие, разного очертания	China, 1831, Bunge
N. nucifera	(66.2) 74.9—79.2 (82.4)	61.2—72.0 (80.3)	4.2—4.8	» »	Заостренные	» »	То же	Извилистые узкие	Kashmir (cult.), 1964, Herb. Falconer
N. europaea **	58.4—70.6	49.3—59.8	3.6—4.1	Равномерно округлопятнистая	Притупленные	» »	» »	» »	Тамбовская обл., с. Мамонтовка, скважина 79, средний миоцен 1965, Ю. И. Иосифова
Подтип «nucifera»									
N. nucifera	(72.1) 75.6—84.2 (91.3)	(70.0) 74.7—75.6 (79.1)	5.1—5.3	Извилисточетковидная	Оттянуто заостренные	Эллипсоидальные	Крупнобугорчатые, с зернистой скульптурой	Извилистые широкие	N. W. India, Herb. Royle
N. nucifera	(74.6) 75.6—84.2 (86.4)	(54.0) 61.2—71.8 (75.5)	(5.1) 5.3—5.6	То же	То же	То же	То же	То же	India orientales, Wight
N. nucifera	(68.1) 70.4—75.6	(50.4) 73.9—72.0 (77.8)	4.4—4.5	» »	» »	» »	» »	» »	Fl. Cumming Insul. Philippinae

* Пыльцевые зерна растений североамериканского континента отличаются от кубинских более тонкой текстурой и более толстым надпокровом.
** Ископаемый вид.

широкими (СЭМ). К этому подтипу относятся тропический, современный вид *N. nucifera* и ископаемый род *Buravicolpites* Bratzeva, описанный по пыльцевым зернам.

История рода *Nelumbo* по палинологическим данным

При палинологическом изучении миоценовых отложений Окско-Донской равнины (Тамбовская обл.) Тарасевич обнаружила пыльцевые зерна *Nelumbo*, которые в ископаемом состоянии довольно легко определяются. Крупные размеры пыльцевых зерен и хорошая сохранность позволили изучить их со сканирующим электронным микроскопом (СЭМ).

Nelumbo europaea Taras. sp. nov. (рис. 2, *7—9*; 6, *1—4*).

Голотип. Препарат № 8/1, Тамбовская обл., скважина 79, глубина 79 м, средний миоцен, терновские слои ламкинской свиты.

Пыльцевые зерна меридионально 3-бороздные, широкоэллипсоидальные, в очертании с полюса округло-трехлопастные или почти округлые, с экватора эллиптические или широкоэллиптические; полярная ось 58.4—70.6, экваториальный диаметр 49.3—59.8 мкм. Борозды недлинные, неглубоко погруженные, узкие, с параллельными краями, с притупленными концами, иногда все три борозды сходятся на одном из полюсов или две борозды как бы опоясывают зерно, образуя кольцо, часто сопровождаются толстыми складками смятия, покрыты оперкулумами, скульптированными так же, как и остальная поверхность пыльцевого зерна. Экзина 3.6—4.1 мкм, по направлению к бороздам утоньшается, перфорированно-покровная, сэкзина стерженьковая; скульптура сетчатая, стерженьки тонкие, короткие, равномерно расположенные, надпокров тонкий, подстилающий слой в 2.5 раза тоньше стерженькового; текстура равномерно округло-пятнистая, край пыльцевого зерна волнистый. Цвет пыльцевых зерен желтый или темно-желтый. Пыльцевые зерна часто встречаются в экваториальной и косоэкваториальной проекции.

Данные СЭМ. Ячеи узкие, щелевидные, извилистые, замкнутые; стенки ячей толстые, широкие, шире просветов, плоские, гладкие; просветы с округлыми ямками или отверстиями (рис. 6, *1—4*).

Сравнение ископаемого материала *N. europaea* с пыльцевыми зернами ныне живущих видов показало большое сходство их с зернами американского вида *N. lutea* в размерах зерен, равномерно пятнистой текстуре (данные СМ), а также в очертании ячей, форме и размерах их стенок (СЭМ), что позволяет отнести *N. europaea* к подтипу «lutea» (табл. 2).

Род *Nelumbo* в прошлом был широко распространен в северном полушарии, ареал его выходил далеко за пределы современного (рис. 7); об этом свидетельствуют многочисленные палеоботанические находки не только пыльцы, но и листовых отпечатков (Снигиревская, 1980).

Самая ранняя находка рода *Nelumbo* по пыльце известна из юрских бурых углей Шотландии (Simpson, 1937). Она документирована коротким описанием и микрофотографиями пыльцевых зерен при увеличении всего лишь в 335 раз, поэтому определение находки полной уверенности не вызывает.

Находок пыльцы *Nelumbo* из меловых отложений мало: наиболее достоверная известна из верхнего мела Нижне-Зейской депрессии (Седова, 1960). S. Srivastava (1969) описал пыльцевые зерна *Tetracolpites pulcher* Srivastava из верхнемеловых осадков Канады (Альберта), которые, несмотря на наличие четырех борозд, по размерам и скульптуре можно предположительно сблизить с пыльцой *Nelumbo*.

Судя по листовым находкам, род *Nelumbo* в меловое время был распространен не только на евразиатском континенте и северо-востоке Африки (Снигиревская, 1964), но и в Америке (Good, 1964) и был представлен не одним видом.

Большой интерес вызывает единственная находка *Nelumbo scotica* Simps. из верхнего палеоцена Западно-Сибирской низменности (Панова, 1968), но, к сожалению, в этой работе пыльцевые зерна не изображены и не описаны.

Расцвет рода *Nelumbo* относится, по-видимому, к эоцену. Из эоценовых отложений Зейско-Буреинской низменности был описан род *Buravicolpites* (Bratzeva, 1976), который по морфологии пыльцы близок к *Nelumbo*, но все же значительно отличается от него. Пыльцевые зерна этого рода своеобразные,

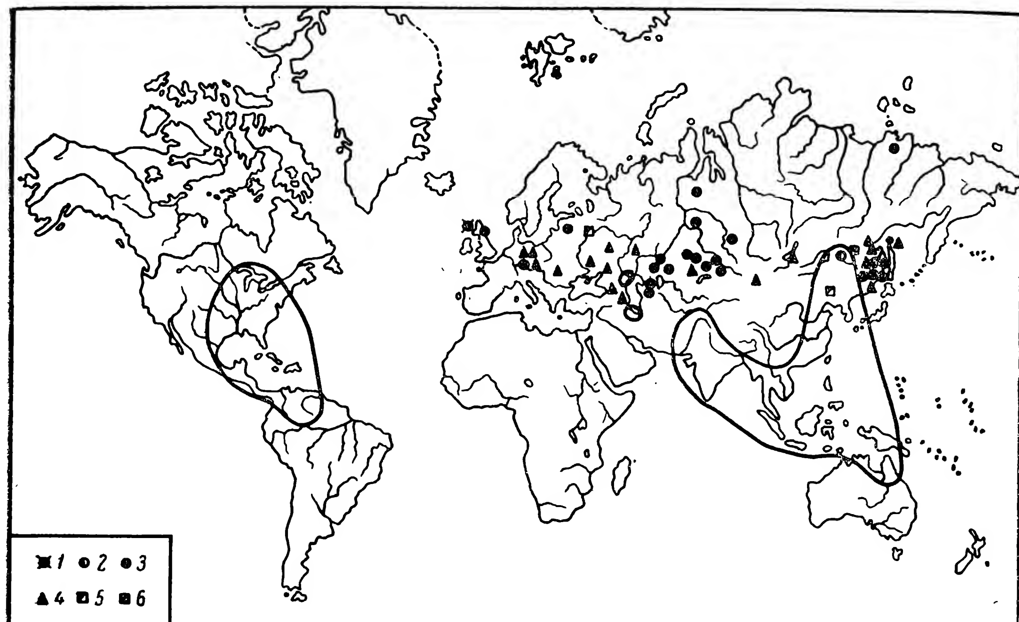


Рис. 7. Карта находок ископаемой пыльцы родов *Nelumbo* и *Buravicolpites* и современный ареал распространения рода *Nelumbo* (по Н. С. Снигиревской, 1964).

Nelumbo: *1* — юра, *2* — мел, *3* — палеоген, *4* — неоген, *5* — четвертичные; *6* — *Buravicolpites*.

с полюса округло-треугольные, оперкулумы не свободные, а срастаются с апокольпиумами. Ошибочно они были описаны как 6-бороздные с бороздами, соединенными в 3 пары. Однако на микрофотографиях видно, что они 3-бороздные, с широкими, несколько выступающими над поверхностью оперкулумами и извилистой четковидной текстурой экзины.

К эоцену также относится самая северная находка пыльцы *Nelumbo* в Азии (Кулькова, 1971); автор не описала этой находки и в работе нет ее изображения. По-видимому, ареал *Nelumbo* в эоцене на северо-востоке заходил в Яно-Индигирскую низменность, а на западе простирался до Шотландии, откуда J. Simpson (1961) описал новый вид и дал к описанию микрофотографии *N. scotica* Simps., сходного с подтипом «lutea». Следует отметить, что изображенные пыльцевые зерна разного размера и принадлежат к разным видам этого рода. Возраст флоры был определен как олигоцен-миоценовый. Однако отсутствие в составе флоры пыльцы таких характерных для олигоцен-миоцена широколиственных пород, как *Fagus*, *Juglans*, *Pterocarya*, *Tilia*, *Liquidambar*, а из хвойных *Tsuga*, и бедный состав родов *Pinus* и *Picea* свидетельствуют о более древнем — эоценовом — ее возрасте. Ранее К. А. Любомирова (1967) эту пыльцевую флору условно отнесла к эоцену.

Л. А. Панова (1968) указывает пыльцу *Nelumbo* sp. из эоцена юго-запада Западно-Сибирской низменности. В голубых глинах Прибалтики В. В. Зауер и И. М. Покровская («Палеопалинология», 1966) нашли пыльцевое зерно и поместили микрофотографию его под названием *Geraniaceae* gen. indet., которое оказалось очень похожим на пыльцу *Nelumbo*. Е. Д. Заклинская (Снигиревская, 1963) обнаружила пыльцевые зерна лотоса в эоценовых отложениях Казахстана. Все эти находки говорят о том, что в эоцене ареал рода *Nelumbo* был наиболее широким. Мы защищаем тезис о расцвете сем. *Nelumbonaceae* в эоцене, потому что в это время существовали не один, а два рода: *Nelumbo* и *Buravicolpites*, тогда как позднее один из них — *Buravicolpites* — исчезает, а, начиная с середины олигоцена и в миоцене, ареал другого — *Nelumbo* — становится дизъюнктивным, приуроченным лишь к Европе и Дальнему Востоку.

Известны многочисленные находки пыльцы *Nelumbo* в олигоценовых и миоценовых отложениях. Самое северное местонахождение пыльцы *Nelumbo* из олигоцена находится в низовьях р. Оби (62—66.5° с. ш.), откуда Любомирова (1967) описала новый вид — *N. genuina* Lubomir., сближаемый ею с *N. nucifera*. Заклинская (1953) приводит микрофотографию пыльцевого зерна *Nelumbium* sp. из олигоцена Павлодарского Прииртышья.

Из палеогена (олигоцена?) Новосибирских островов Заклинская (Zaklinskaya, 1980) ошибочно определила пыльцу *Nelumbo* sp. Эта находка документирована хорошими микрофотографиями. Скорее всего, эти пыльцевые зерна можно сблизить со *Staphylea*, но на микрофотографиях в связи с полярной наводкой в бороздах не видно пор. В Европе ископаемая пыльца *Nelumbo* нам известна из миоценовых отложений. На Русской равнине места находок приурочены к южной и средней частям, откуда был описан новый вид — *N. europaea*. Из Верхней Силезии S. Macko (1957) описал два ископаемых вида: *N. nucifera* и *N. jamaicensis*, последний вид приводит и B. Pacltova (1960) для Южной Чехии. Кроме того, P. Thomson и H. Pflug (1953) в составе формального таксона *Tricolporopollenites genuinus* (R. Pot.) Thomson et Pflug описали пыльцевые зерна (табл. 13, фиг. 73, 74, 76 и 77), которые можно предположительно отнести также к роду *Nelumbo*. Указано их распространение от палеоцена до миоцена.

В плиоцене пыльца *Nelumbo* обнаружена в отложениях Западного Закавказья, Азербайджана и Закарпатья. Особенно интересна находка пыльцы *Nelumbo*, описанная Н. Д. Мчедлишвили (1963) из Западного Закавказья. Она хорошо документирована и указывает на родство с *N. lutea*.

Из четвертичных отложений известна пыльца *Nelumbo*, обнаруженная Н. Р. Мейер (1964) в лихвинском межледниковье Валдайской возвышенности, но рисунки и описание ее отсутствуют. Больше никто из исследователей, изучавших четвертичные отложения, пыльцу *Nelumbo* не обнаружил, поэтому либо эта находка является уникальной, либо пыльцевые зерна были переотложены из более древних осадков. Известно, что в Китае близ г. Мукдена в четвертичном торфе были найдены плоды лотоса (Криштофович, 1957). Пыльца растений, выращенных из этих плодов в оранжереях Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН), была изучена Куприяновой и ею было установлено, что эта пыльца сходна с пыльцой *N. komarovii*.

Описанные и документированные ископаемые виды *Nelumbo* имеют сходство с современной пыльцой видов, относимых к подтипу 1 — «lutea» и подтипу 2 — «nucifera». Мы считаем, что по размерам и характеру текстуры пыльца *Nelumbo jamaicensis* (Macko, 1957; Pacltova, 1960) и *N. scotica* (Simpson, 1961), а также описанный нами *N. europaea* имеют сходство с пыльцой подтипа «lutea». Пыльца *N. genuina* (Любомирова, 1967), *Nelumbo* sp.$_2$, *Nelumbo* sp.$_3$ (Седова, 1956), *N. nucifera* (Macko, 1957) имеет сходство с подтипом «nucifera».

Эти палинологические данные свидетельствуют о том, что на территории евразиатского материка в прошлом произрастало, вероятно, несколько видов, которые относились к двум родам. Можно предположить, что ареал видов подтипа «lutea», по-видимому, в верхнемеловое и палеогеновое время был наиболее широким, он захватывал оба континента. Ареалы видов, близких *N. komarovii*, вероятно, занимали Западно-Сибирскую низменность и Дальний Восток, достигая на севере берегов Северного Ледовитого океана. В палеогене наиболее многочисленные находки *Nelumbo* были отмечены на юге Западно-Сибирской низменности, в Тургайском прогибе и вдоль р. Оби (рис. 7).

В неогеновое время ареал видов, относящихся к подтипу «lutea», постепенно сокращался в связи с похолоданием и уменьшением территорий, благоприятных для его произрастания. Он отступал к западу на Русскую равнину, где климат был более влажным и теплым, умеренным. В среднем и верхнем миоцене территория Тамбовской обл. была занята обширными мелководными, сильно опресненными лагунами (Иосифова, 1971). По палинологическим данным, в водоемах обитали представители родов *Sparganium*, *Potamogeton*, *Nuphar*, *Typha*, *Trapa*, а из папоротников — *Azolla* и *Salvinia*. В них *Nelumbo* мог образовывать чистые заросли. В то время по берегам водоемов произ-

растали широколиственные дубовые и буковые леса богатого состава, в них наблюдалась примесь ореховых, ильмовых, лип, кленов, грабов, берез, ольхи, ликвидамбара, магнолии, тюльпанного дерева и др. Окружающая водоемы растительность свидетельствовала об умеренном теплом климате.

В составе тамбовской палинофлоры были ископаемые виды, родственные как восточноазиатским, так и североамериканским видам. Из последних назовем следующие: *Sequoia polyformosa* (Thierg.) Anan., *Sequoiadendron miocenicum* Anan., *Taxodium distichiforme* Zhezh., *Carya ovaliformis* Bolotn., *Corylus* cf. *americana* L., *Magnolia acuminatiformis* Lubomir.

В заключение можно сделать следующие выводы.

1. Род *Nelumbo* по происхождению лавразийский, мигрировавший в тропические страны южной Азии после редукции Тетиса.

2. Этот род был распространен в палеогене и верхнем мелу Евразии от Атлантического до Тихого океана, тогда как в конце палеогена и в неогене его ареал носил дизъюнктивный характер.

3. Наиболее древний вид рода — *N. lutea*. Этот вид и близкие ему ископаемые виды после разделения континентов Северной Америки и Европы произрастали до плиоцена на территории Европы и Кавказа.

4. Новый вид, установленный по пыльце из среднего миоцена (Тамбовская обл.), обнаруживает большое сходство с пыльцой *N. lutea*, что подтверждается данными сканирующего электронного микроскопа.

5. Ископаемые виды, близкие к азиатскому виду умеренного климата — *N. komarovii*, вероятно, занимали в верхнем мелу и палеогене северную Азию, распространяясь до побережья Северного Ледовитого океана и на запад в Северную Америку.

6. Установление двух подтипов пыльцы современных и ископаемых лотосов — «lutea» и «nucifera» — указывает на связь между видами (табл. 2) и дает возможность определять ископаемую пыльцу до подтипов.

7. Индивидуальная изменчивость пыльцы рода *Nelumbo* указывает на происхождение трехкольпатных зерен от зерен с одной экваториальной круговой бороздой.

Электронные микрофотографии производились со сканирующим микроскопом CWYC SKAN 100/2 в лаборатории электронной сканирующей микрографии Отдела высших растений БИНа, микрофотографии выполнены в ЛАФОКИ.

ЛИТЕРАТУРА

Агабабян В. Ш. (1973). Пыльца примитивных покрытосеменных. Ереван, Изд. АН АрмССР. — Атлас миоценовых спорово-пыльцевых комплексов различных районов СССР. (1956). Материалы ВСЕГЕИ, нов. сер., 13. — Атлас олигоценовых спорово-пыльцевых комплексов различных районов СССР. (1956). Материалы ВСЕГЕИ, нов. сер., 16. — Воробьев Д. П., Ворошилов В. Н., Горовой П. Г., Шретер А. И. (1966). Определитель растений Приморья и Приамурья. М.; Л., Наука. — Ворошилов В. Н. (1966). Флора советского Дальнего Востока. М., Наука. — Гроссгейм А. А. (1940). Лотос в СССР. Бот. материалы (Ленинград), 8, 4—9. — Заклинская Е. Д. (1953). Материалы к истории флоры и растительности палеогена Северного Казахстана в районе Павлодарского Прииртышья. Тр. Инст. геол. наук, 141, геол. сер., 58. — Иосифова Ю. И. (1971). Некоторые вопросы стратиграфии неогена Окско-Донской равнины. В кн.: Стратиграфия неогена восточноевропейской части СССР. М., Недра. — Комаров В. Л. (1904). Флора Маньчжурии, 2, 2. Тр. Петерб. бот. сада, 22, 2. — Косенко В. Н. (1980). Сравнительно-палиноморфологическое изучение сем. *Berberidaceae* s. l. I. Морфология пыльцевых зерен родов *Diphylleia*, *Podophyllum*, *Nandina*, *Berberis*, *Mahonia*, *Ranzania*. Бот. ж., 65, 2. — Криштофович А. Н. (1957). Палеоботаника. Л. — Кулькова И. А. (1971). Эоценовая флора Яно-Индигирской низменности и сопоставление ее с одновозрастными флорами других территорий северного полушария. В кн.: Кайнозойские флоры Сибири по палинологическим данным. Материалы к 3-й Междунар. палинолог. конф. М., Наука. — Куприянова Л. А. (1948). Морфология пыльцы однодольных растений (материалы к филогении класса). Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, 7. — Куприянова Л. А. (1976). Пыльца *Nelumbo caspica* Fisch. В кн.: Палинология в СССР. М., Наука. — Куприянова Л. А. (1978). Род *Nelumbo* Adans. В кн.: Куприянова Л. А., Алешина Л. А. Пыльца двудольных растений флоры европейской части СССР. *Lamiaceae—Zygophyllaceae*. Л., Наука. — Любомирова К. А. (1967). Пыльца *Nelumbo* и некоторых *Nymphaeaceae* из олигоцена Западно-Сибирской низменности. Палеонтол. ж., 3. — Мейер Н. Р. (1964). Палинологические исследования семейства нимфейных. Бот. ж., 49, 10. — Мейер Н. Р. (1966). О развитии пыльцевых зерен *Helobiae* и их

связи с нимфейными. Бот. ж., 51, 12. — Морфология пыльцы растений Китая. (1960). Пекин. (На китайском языке). — Мчедлишвили М. Д. (1963). Флора и растительность киммерийского века по данным палинологического анализа. Тбилиси, Изд. АН ГрузССР. — Палеопалинология, 3. (1966). Л., Недра. — Панова Л. А. (1968). Палеоценовые и эоценовые комплексы спор и пыльцы Западно-Сибирской низменности (южной и центральной части). В кн.: Палеопалинологический метод в стратиграфии. Материалы к 2-й Междунар. палинолог. конф. Л., Наука. — Седова М. А. (1956). Краткое описание спор и пыльцы из миоценовых отложений некоторых районов Дальнего Востока. Материалы ВСЕГЕИ, нов. сер., 13. — Седова М. А. (1960). Верхнемеловые спорово-пыльцевые комплексы Дальнего Востока. Тр. ВСЕГЕИ, нов. сер., 30. — Снигиревская Н. С. (1955). К морфологии пыльцы *Nymphaeales*. Бот. ж., 40, 1. — Снигиревская Н. С. (1963). Семейство *Nelumbonaceae* Dumortier. В кн.: Основы палеонтологии. Голосеменные и покрытосеменные. (1963). М., Гос. науч.-тех. изд. по геол. и охр. недр. — Снигиревская Н. С. (1964). Материалы к морфологии и систематика рода *Nelumbo*. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, 13. — Снигиревская Н. С. (1971). Применение сканирующего электронного микроскопа в ботанике. Бот. ж., 56, 4. — Снигиревская Н. С. (1980). Семейство лотосовые (*Nelumbonaceae*). В кн.: Жизнь растений, 5, 1. М., Просвещение. — Тахтаджян А. Л. (1966). Система и филогения цветковых растений. М.; Л., Наука. — Тахтаджян А. Л. (1970). Происхождение и расселение цветковых растений. Л., Наука. — Харкевич С. С., Качура Н. Н. (1981). Редкие виды растений советского Дальнего Востока и их охрана. М., Наука. — Шипчинский Н. В. (1930). Сем. *Nymphaeaceae* — Кувшинковые. В кн.: Флора Юго-Востока европейской части СССР, 4. Тр. Гл. бот. сада СССР, 43, 1. — Bratzeva G. M. (1976). Pollen of a form genus *Buravicolpites*, from the eocene of the Far Earst. Rev. Palaeobot. Palynol., 21, 3. — Endress P. K., Honegger R. (1980). The pollen of the *Austrobaileyaceae* and its phylogenetic significance. Grana, 19, 3. — Erdtman G. (1943). An introduction to pollen analysis. Waltham, Mass. USA. — Erdtman G. (1952). Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. Stockholm. — Erdtman G. (1960). Pollen walls and angiosperm phylogeny. Bot. Not. (Lund), 113, 1. — Flynn J., Rowley J. (1971). The primexine of *Nelumbo nucifera*. Experientia, 27, 2. — Gleason H. A. (1952). The new britton and brown illustrated flora of the Northeastern United States and adjacent Canada, 2. N. Y. — Good R. (1964). The geography of the flowering plants. London and Colchester. — Huang F.-C. (1972). Pollen flora of Taiwan. Nat. Taiwan Univ. Bot. Dep. Press. — Hughes N. F. (1961). Fossil evidence and angiosperm ancestry. Science Progress, 49, 193. — Hughes N. F., Couper R. A. (1958). Palynology of the Brora Coal of the Scottish Middle Jurassic. Nature, 181, 4624. — Ikuse M. (1956). Pollen grains of Japan. Tokyo. (На японском языке). — Kuprianova L. A. (1979). On the possibility of the development of tricolpate pollen from monosulcate. Grana, 18, 1. — León Hño, Hño Alain. (1951). Flora de Cuba, 2, 10. Contr. Ocas. Mus. Hist. Nat. Coll. Salle. — Macko S. (1957). Lower miocene pollen flora from the valley of Klodnica near Gliwice (Upper-Silesia). Prace Wrocław. Towarz. Nauk., B, 88. — Muller J. (1981). Fossil pollen records of extant Angiosperms. Bot. Rev., 47, 1. — Nair P. K. K. (1965). Pollen grains of western himalayan plants. Asia Monographs, India, 1, 5. — Pacltova B. (1960). Rostlinne mikrofosilie (hlavně sporomorphy) z lignitovych ložisek n Mydlovar v Českobudejovické pánvi. Sborn. Ustred. ustavu geol., Odd. paleontol., 25. — Rowley J. (1975). Germinal apertural formation in pollen. Taxon, 24, 1. — Shimakura M. (1973). Palynomorphs of japanese plants. Spec. Publ. Osaka Mus. Nat. Hist., 5. — Simpson J. B. (1937). Fossil pollen in Scottish Jurassic Coal. Nature, 139, 3520. — Simpson J. B. (1961). The tertiary pollen-flora of Mull and Ardnamurchan. Trans. Roy. Soc. Edinburgh, 64, 16. — Srivastava S. K. (1969). Assorted angiosperm pollen from of Edmonton Formation (Maestrichtian), Albertia, Canada. Canad. J. Bot., 47, 6. — Thomson P. W., Pflug H. (1953). Pollen und sporen des mitteleuropäischen tertiärs. Palaeonthographica, 94, B, 1—4. — Ueno J., Kitaguchi S. (1961). On the fine structure of the pollen walls of Angiospermae, I. *Nymphaeae*. J. Biol. Osaka City Univ., 12. — Walker J. (1976a). Evolutionary significance of the exine in the pollen of primitive Angiosperms. Linnean Society Symposium series, N° 1. London and New York. — Walker J. (1976b). Comparative pollen morphology and phylogeny of the Ranalean complex. Origin and early evolution of Angiosperm. Y. N., Columbia Univ. Press. — Walker J., Doyle J. (1975). The bases of angiosperm phylogeny. Palynol. Ann. Missouri Bot. Gard., 62, 3, 6. — Willis J. C. (1973). A dictionary of the flowering plants and ferns. Cambridge Univ. Press. — Zaklinskaya E. D. (1980). Paleogene pollen-flora of the Novosibirsk islands. Pollen et spores, 22, 1.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 27 IV 1981.

SUMMARY

Pollen morphology of the *Nelumbo* species is considered in connection with the genus taxonomy. On the basis of the study of light and electron microscopy (L M, SEM) of pollen of the *Nelumbo* species two subtypes — namely «lutea» and «nucifera» — are established.

Pollen individual variability in recent and fossil *Nelumbo* species is traced, which enables to indicate the affinity of the genus. Fossil species *N. europaea* is described from the Middle Miocene deposits of the Tambov Region. The map of fossil finds of the *Nelumbo* pollen is published.

УДК 576.3 : 582.263

Т. В. Седова

СРАВНИТЕЛЬНО-ЦИТОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ОДНОКЛЕТОЧНЫХ ЗЕЛЕНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ. V. НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ МИТОЗА У *NAUTOCOCCUS PYRIFORMIS*

T. V. SEDOVA. A COMPARATIVE CYTOLOGICAL STUDY OF UNICELLULAR GREEN ALGAE. V. SOME PECULIARITIES OF MITOSIS IN *NAUTOCOCCUS PYRIFORMIS*

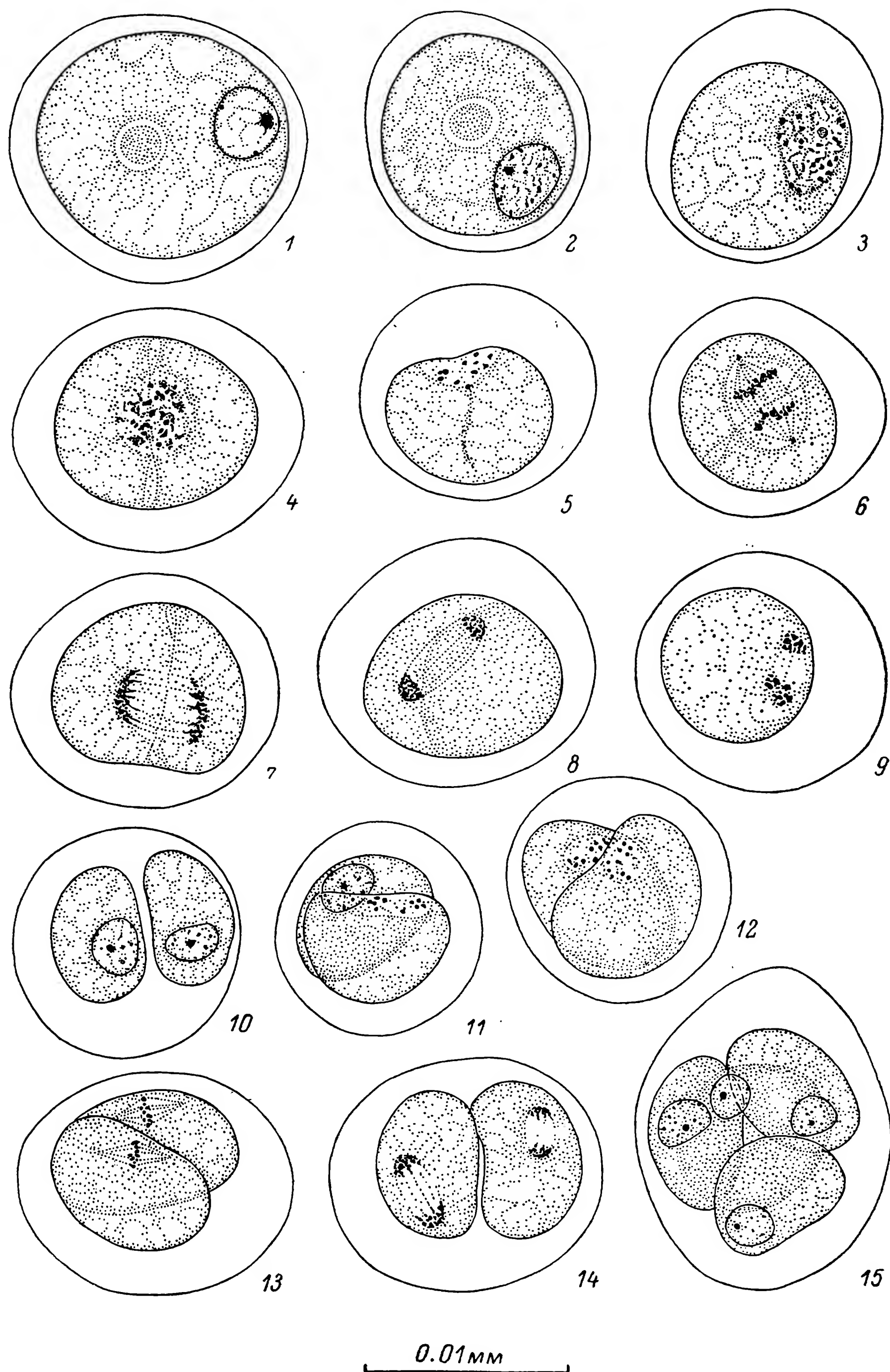
Митоз у *Nautococcus pyriformis* характерного эукариотного типа, хотя некоторые его стадии обнаруживают особенности, присущие только данному представителю хлорококковых водорослей пор. *Chlorococcales*.

Описание рода и вида *Nautococcus pyriformis* впервые было сделано А. А. Коршиковым (Korshikov, 1926) по образцам, собранным в окрестностях Харькова. Исследованный нами штамм получен из коллекции водорослей Университета Индианы США (коллекционный номер 125) Б. В. Громовым, который любезно предоставил его в наше распоряжение. Этот материал выращивался и обрабатывался нами для цитологического исследования по методике, подробно сообщенной ранее (Седова, 1969).

Клетки *N. pyriformis* в прижизненном состоянии одиночные, часто грушевидные, достигают в длину 23 мкм и окружены оболочкой со слаборазвитым плавательным колпачком. Иногда на ней обнаруживается лишь едва различимое локальное утолщение. В передней части клетки располагаются сократительные вакуоли, а в более широкой задней части — крупное чечевицеобразное ядро. Деление начинается, как правило, вечером и протекает очень быстро. Сначала к нему приступает ядро, затем хлоропласт и, наконец, протопласт. В результате повторных делений образуется небольшое число очень характерных, плоских, неправильной формы зооспор, посредством которых и осуществляется бесполое размножение.

Мы сделали попытку детально изучить митоз у этой водоросли на постоянных цитологических препаратах. В просмотренном материале встречаются преимущественно неправильно сферические клетки. К делению обычно приступают те из них, которые достигают размера 15—19 мкм. Во взрослой вегетативной клетке, окруженной толстой оболочкой во многих случаях с хорошо выраженным утолщением, четко различается более или менее сферическое ядро с рельефной оболочкой, расположенное на периферии, сравнительно крупное — 2—3 мкм в диаметре, с интенсивно окрашенным, смещенным от центра ядрышком, небольшим количеством нежных хромонем и 1—2 мелкими хроматиновыми гранулами. Кроме того, в клетке обнаруживается еще одна структура — пиреноид. Его центральная часть обычно достаточно интенсивно окрашивается ядерными красителями, а крахмальная обкладка выражена очень слабо (см. рисунок, *1*).

При переходе *N. pyriformis* к митозу происходит весьма незначительное увеличение размера ядра. Вступление в профазу сопровождается изменением его формы и увеличением числа интенсивно окрашенных гранул в нуклеоплазме (*2*). На более поздних этапах профазы, с одной стороны, продолжается дальней-



Стадии митотического ядерного деления у *Nautococcus pyriformis.*

шая конденсация хроматинового вещества, вследствие чего появляются многочисленные спиремные нити, которые в дальнейшем все больше укорачиваются и утолщаются, а с другой — отмечаются утрата ядром четких контуров и растворение ядрышка, завершающееся к концу профазы (*3*, *4*).

Метафаза этой водоросли характеризуется появлением мелких, лишенных индивидуальных особенностей точкообразных хромосом в числе около 10, расположенных в одной плоскости в особой зоне, которая отличается от остальной части нуклеоплазмы тем, что она более светлая и гомогенная (*5*). Компакт-

ное расположение хромосом часто не позволяет решить вопрос, имеем ли мы дело с одной крупной хромосомой или с несколькими мелкими. К сожалению, эта стадия митоза проходит очень быстро, встречается в препаратах крайне редко и пластинки, удобные для изучения хромосом, оказываются единичными, что в какой-то мере могло отразиться на точности подсчета их числа.

Следует отметить, что у *N. pyriformis* довольно рано, иногда даже в поздней профазе, появляется очень характерное периферическое уплотнение протопласта. Оно как бы намечает плоскость будущего деления клетки пополам (*4*, *5*).

В анафазе обнаруживается хорошо дифференцированная, биполярная фигура веретена с мелкими, но довольно четкими структурами на полюсах, очевидно, центриолями (*6*). По мере приближения к полюсам веретена сестринские группы хромосом становятся все более компактными (*7—9*).

Следующая фаза митоза — телофаза — встречается крайне редко. Она характеризуется типичной деспирализацией хромосом, реконструкцией ядрышка и ядерной оболочки и заканчивается образованием двух дочерних ядер. Детально проследить последовательный ход всех этих превращений не удалось, но с их окончанием, как правило, завершается клеточное деление и образуются две неправильно бобовидные дочерние клетки, которые остаются окруженными оболочкой материнской клетки. Сначала они лежат тесно прижатыми друг к другу, но затем расходятся и располагаются обособленно (*10*). В дальнейшем нередко происходит изменение их взаимной ориентации (*11—13*). Ядра дочерних клеток, как впрочем и сами дочерние клетки, оказываются мельче исходной материнской и, так и не достигая размера последней, приступают после непродолжительной интерфазы к следующему делению.

Митоз в дочерних клетках идет точно таким же образом, как и при первом делении ядра (*12—14*), хотя не всегда строго синхронно (*11*), но, несмотря на это, в результате цитокинеза одновременно образуются 4 дочерние клетки (*15*). Во время второго ядерного деления не удалось обнаружить начала клеточного деления, как это отмечалось во время первого деления. Вполне вероятно, что здесь цитокинез начинается поздно в телофазе, которая в просмотренных препаратах почти не встречалась.

Несколько своеобразно ведет себя во время митоза пиреноид. Он исчезает обычно в период поздней профазы первого деления ядра и появляется вновь лишь тогда, когда заканчивается деление, дочерние клетки выходят за пределы материнской клетки и переходят в дифференцированное состояние.

На основании описанных картин ядерного и клеточного деления можно заключить, что для *N. pyriformis* характерен последовательный тип клеточного деления, т. е. каждое деление ядра сопровождается цитокинезом, но образовавшиеся в ходе двух или более делений дочерние клетки еще довольно продолжительное время не выходят за пределы родительской клетки.

К числу других специфических особенностей митоза этой водоросли следует отнести весьма продолжительную профазу, очень раннее исчезновение четких контуров ядерной оболочки и растворение ядрышка, которые заканчиваются задолго до полной конденсации хроматина. Однако появление вокруг конденсирующихся хромосом светлой зоны с хорошо очерченными границами косвенно может свидетельствовать не о растворении ядерной оболочки, а лишь о каких-то изменениях ее физико-химических свойств. Обращают на себя внимание и слабые ростовые процессы как ядер, так и клеток в период обычно быстро следующих друг за другом автосинтетических интерфаз. Лишь с наступлением продолжительной гетеросинтетической интерфазы и переходом клеток в дифференцированное состояние, когда они прекращают делиться, начинается интенсивный их рост.

В просмотренной нами обширной литературе по цитологии зеленых водорослей не было встречено работ, посвященных изучению митоза и цитокинеза у *N. pyriformis*. Только в самое последнее время стали появляться публикации по ультратонкому изучению водорослей этого рода, в которых так или иначе описываются детали строения ядерного аппарата. В частности, в ходе исследования *N. mammilatus* было установлено (Deason, O'Kelley, 1979), что возникшие из зооспор клетки увеличиваются в размере, но сохраняют их форму. Ядерному делению предшествует перемещение ядра из задней части зооспоры на передний

конец к базальным телам, которые к этому времени уже реплицируются. Одновременно около ядра появляются скопления микротрубочек. В ходе митоза в оболочке сначала образуются полярные отверстия, затем она фрагментируется, но полностью не растворяется. Когда пары базальных тел начинают расходиться, то ядро удлиняется и в его нуклеоплазме появляются микротрубочки. В анафазе базальные тела располагаются в полярных отверстиях ядерной оболочки, и даже в телофазе они остаются еще на полюсах. Их миграция начинается значительно позднее, чем у некоторых других водорослей, и приурочена к моменту исчезновения веретена и образования фикопласта. Базальные тела обычно находятся на стороне ядра, противолежащей развивающемуся фикопласту, а между дочерними ядрами скапливается большое число микротрубочек. У других изученных видов рода *Nautococcus*, а именно у *N. terrestris*, *N. soluta*, также образуются отчетливые полярные отверстия, но центриоли на полюсах появляются раньше, уже в метафазе.

В более ранней работе, посвященной изучению ультраструктурной организации *N. mammilatus* (Deason, Schnepf, 1977), хотя и не дается описания интерфазного ядра, но на микрофотографиях отчетливо видно, что в вегетативных клетках оно занимает периферическое положение, окружено двумембранной оболочкой с ровными контурами, более или менее округлое ядрышко занимает в нем ацентрическое положение, нуклеоплазма относительно гомогенная и почти лишена хроматиновых структур, т. е. соответствует приведенным нами картинам. Ядро зооспор имеет несколько иное строение. Оно обычно находится в задней части клетки и слегка удлинено. В центре ядра находится ядрышко чаще неправильной конфигурации. В нуклеоплазме обнаружены скопления хроматина, располагающиеся преимущественно вдоль ядерной оболочки, которая, как и во взрослых вегетативных клетках, имеет ровные очертания.

К сожалению, у рода *Nautococcus* не удалось пока изучить ультраструктурно все стадии митоза. Однако есть основание предполагать, что ядерная оболочка целиком не растворяется, хотя, очевидно, фрагментируется и образует на полюсах полярные отверстия. Этим обстоятельством, по всей вероятности, можно объяснить появление светлой зоны в области расположения метафазных хромосом, которая отчетливо видна в световом микроскопе. Далее электронный микроскоп позволил выявить на полюсах веретена присутствие отчетливых центриолей. Таким образом, митоз у этой хлорококковой водоросли следует считать центрическим, но в световом микроскопе эти структуры выявляются крайне слабо и далеко не всегда.

В ходе изучения цитокинеза было установлено (Deason, O'Kelley, 1979), что в этом процессе принимает участие фикопласт, который располагается между близко лежащими друг от друга телофазными ядрами. Несколько позднее в этом месте образуется вырост плазмалеммы, рассекающий материнскую клетку надвое. Ее оболочка в данный период изменений не претерпевает. Судя по приведенным в работе микрофотографиям, деление у различных видов рода *Nautococcus* действительно последовательное и наступает сразу по завершении ядерного деления, что соответствует выводам наших исследований, проведенных по *N. pyriformis*.

Таким образом, к наиболее характерным особенностям митоза *N. pyriformis* следует отнести: 1) наличие довольно продолжительной профазы; 2) очень раннее исчезновение в профазе четких контуров ядра и растворение ядрышка; 3) компактное расположение в светлой четко дифференцированной зоне мелких, точкообразных хромосом, число которых равно приблизительно 10; 4) последовательный тип клеточного деления с ранним (в профазе) появлением при первом митозе периферического уплотнения протопласта в плоскости будущего клеточного деления.

ЛИТЕРАТУРА

Седова Т. В. (1969). Сравнительно-цитологическое изучение одноклеточных зеленых водорослей. I. Некоторые особенности митоза у *Oocystis*. Бот. ж., 54, 12. — Deason T. R., Schnepf E. (1977). Fine structure of *Nautococcus mammilatus* (*Chlorococcales*, *Chlorophyceae*), a coccoid alga with tomentose cell walls. J. Phycol., 13, 3. — Deason T. R., O'Kelley J. (1979). Mitosis and cleavage during zoosporogenesis in several coccoid green

algae. J. Phycol., 15, 4. — Korshikov A. (1926). On some new organisms from the groups *Volvocales* and *Protococcales* and on the genetic relations of these groups. Arch. Protistenkd., 55, 3.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 5 V 1982.

SUMMARY

Cell division of unicellular green alga Nautococcus pyriformis (Indiana Culture Collection of Algae, cat. No. 125) was studied with the light microscope. The mitosis follows the classic eukaryotic pattern. The interphase nuclei are spherical, about 2—3 μ in diameter with a single, compact, densely-stained nucleolus and 1—2 small chromatin granules on each nucleus. At the beginning of prophase the nucleus was slightly enlarged and many short chromatic threads with bead-like chromatins were seen in the karyoplasm around the nucleolus. During the next stages of mitosis the nucleus lost its sharp outline, the nucleolus underwent dissolution and a clear zone usually appeared. At metaphase, approximately 10 dot-like chromosomes arrange themselves inside this zone and the centric spindle is formed. The daughter cells arise by successive cleavage of protoplast, however the divisions of their nuclei are sometimes asynchronous.

УДК 581.5 (268.46)

Ю. П. Кожевников

КАЛЬЦЕФИЛИЯ РАСТЕНИЙ БЕЛОМОРСКО-КУЛОЙСКОГО ПЛАТО

YU. P. KOZHEVNIKOV. CALCIPHILY IN THE PLANTS FROM BELOMORSK-KULOYSK PLATEAU

Охарактеризованы три кальцефитных комплекса: эрозионный, аллювиальный и карстовый. Показаны некоторые экологические закономерности растений, обитающих на кальцийсодержащих субстратах.

На севере Европы выходы на дневную поверхность кальцийсодержащих пород всегда привлекали внимание ботаников. Этот интерес связан с давно установленным фактом, что на известняках и гипсах особенно успешно сохраняются реликтовые представители флоры. В качестве наиболее примечательного примера можно привести находку на севере Норвегии сибирского вида *Oxytropis deflexa*. Пока это единственное местонахождение данного вида в Европе (Nordhagen, 1964). Независимо от того, будет ли изменен подвидовой статус (ssp. *norvegica* Nordh.) этой находки до ранга вида, она свидетельствует о бывших флорогенетических связях севера Европы и Азии.

Флоре выходов кальцийсодержащих пород на севере европейской части СССР посвящена обширная литература (Ал. и Ан. Федоровы, 1929; Толмачев, 1938; Лесков, 1938; Юдин, 1938, 1963; Кирпичников, 1947, и др.). В работе П. М. Добрякова (1972) дан краткий обзор существующей литературы по северо-востоку европейской части СССР и приведена история флористических исследований. Он же в соавторстве с Е. В. Симачевой (1976) опубликовал список видов сосудистых растений Пинежско-Верхнекулойского р-на.

В данной статье рассматривается видовой состав различных серий местообитаний, прямо или косвенно связанных с кальцийсодержащими породами. Пинежье — это край, чрезвычайно богатый выходами различных кальцийсодержащих пород (известняки, гипсы, доломиты, мергель и др.), различающихся по местоположению и взаимоотношениям с некальциевыми фациями. Все это создает богатую мозаику среды обитания кальциевых фаций, при изучении которой выявляются некоторые экологические и географические закономерности поведения растений.

Все местообитания, богатые соединениями кальция, можно рассматривать как три сборных комплекса: эрозионный, аллювиальный и карстовый. К первому комплексу относятся различные скальные обнажения; ко второму — речные и озерные аллювии; к третьему — горизонтальные участки поверхностно залегающих гипсов с интенсивным карстом, создающим губчатую поверхность. Последний комплекс местообитаний на возвышенных участках рельефа является наиболее благоприятным для развития лиственничников. Хорошо известно, что на европейском севере *Larix sibirica* индицирует своим присутствием и численностью наличие кальцийсодержащих пород (Леонтьев, 1935; Сабуров, 1966, 1972). Следует иметь в виду, что гипсы являются сульфатом, а не карбонатом кальция, поэтому неправильно называть все кальцийсодержащие породы карбонатными.

Скалистые выходы преимущественно гипсов (высотой до 80 м) распространены вдоль всех рек, текущих в пределах Беломорско-Кулойского плато. Ре-

жим среды на гипсовых скалах определяется максимальной для данной широты инсоляцией, каменистостью и подвижностью грунта, ослабленной внутри- и межвидовой конкуренцией, богатством растворенных солей кальция, обусловливающих жесткость грунтовых и стоковых вод. Слои гипса почти всегда чередуются со слоями известняка или доломита.

Гипсовые обнажения в большинстве случаев представляют собой две фации: верхняя — скальная, нижняя — осыпь. Некоторые виды обитают только в расщелинах скал (*Cystopteris fragilis*), отсутствуя на осыпях. Отдельные обнажения (в местах, где река отступила и более их не подмывает) постепенно покрываются лесом. На них формируются слабоподзолистые суглинистые, иногда дерновые почвы до 15 см мощностью, подстилаемые щебнем. Реликтовые арктоальпийцы удерживаются, а местами процветают и на таких склонах, однако в состав сообществ включаются виды окружающей растительности (голубика, черника, брусника, багульник, сочевичник, седмичник и др.). Зарастание обнажений лесом приводит к уничтожению здесь арктоальпийцев, как это можно видеть на уже значительно облесенных склонах. Косвенным фактором выживания реликтов на скалах является постоянный подмыв склонов реками, что препятствует их зарастанию лесом.

Ниже приведен список видов — обитателей скал Пинежья, относимых нами к кальцефильному эрозионному комплексу. Вся совокупность видов делится на два подразделения по признаку верности данному типу местообитания: калькареофиты (обитающие исключительно на кальцийсодержащих породах) и собственно кальцефиты, подразделяемые на кальцефилов (фил.) и группу толерантных по отношению к кальцию видов (тол.). К кальцефилам отнесены виды, обитающие в различных условиях, но на гипсах и известняках более многочисленные и лучше развитые. Толерантными по отношению к кальцию видами считаются виды, в равной степени свойственные гипсам и известнякам и каким-либо иным условиям обитания.

Кальцефитные виды подразделены на относительно константные (конст.), встречающиеся на многих местообитаниях одного типа, и спорадические (спор.) — найденные на единичных местообитаниях, а довольно часто — в бассейне какой-либо одной реки.

Несмотря на ослабленные в целом фитоценотические отношения на скалистых обнажениях, во многих случаях на них формируются группировки, в которых происходит внутри- и межвидовая конкуренция растений. Часто эти группировки и фитоценозы слагаются реликтовыми представителями флоры (*Salix reticulata*, *Arctous alpina*, *Dryas octopetala*). К ценофобам (цф) отнесены виды, обнаруженные только среди крайне разреженной растительности. Аналогичное суждение касается и эрозиофитов (эроз.). Обнажения подвержены склоновой эрозии на всем своем протяжении, но одни участки (или обнажения целиком) менее подвижны и на них успевают вырасти крупные деревья, другие участки характеризуются весьма значительной подвижностью субстрата. Виды, приуроченные к таким участкам, мы называем эрозиофитами.

Список видов кальцефитного эрозионного комплекса

Калькареофиты: *Woodsia glabella* — спор., цф; *Asplenium viride* — спор., цф; *Cystopteris fragilis* — спор., цф; *C. fragilis* ssp. *dickieana* — спор., цф; *Equisetum scirpoides* — конст., цф, эроз.; *Carex capillaris* — спор., цф; *C. pediformis* — спор.; *C. alba* — спор.; *Tofieldia pusilla* — конст.; *Epipactis atrorubens* — конст.; *Coeloglossum viride* — спор.; *Salix reticulata* — конст.; *Lychnis sibirica* ssp. *samojedorum* — спор.; *Minuartia verna* — спор.; *Arenaria pseudofrigida* — спор.; *Gypsophila uralensis* — спор., цф; *Arabis hirsuta* — спор., цф; *Saxifraga aizoides* — спор.; *Cotoneaster uniflorus* — спор.; *Dryas octopetala* — конст.; *D. octopetala* ssp. *punctata* — конст.; *Spiraea media* — спор.; *Oxytropis sordida* — спор., цф; *Helianthemum oelandicum* — спор.; *Viola hirta* — спор.; *V. biflora* — спор.; *Arctous alpina* — конст.; *Bartsia alpina* — спор.; *Arnica alpina* — спор.; *Aster sibiricus* — спор.; *A. alpinus* — спор.; *Dendranthema zawadskii* — спор.

Кальцефиты: *Gymnocarpium robertianum* — спор., фил.; *Equisetum arvense* — конст., тол.; *E. pratense* — спор., тол.; *Selaginella selaginoides* — спор., фил.; *Larix sibirica* — конст., фил.; *Picea obovata* — конст., тол.; *Pinus sylvestris* — конст., тол.; *Juniperus communis* — конст., тол.; *Agrostis canina* — спор., тол.; *A. tenuis* — конст., фил.; *A. vulgaris* — конст., тол.; *Calamagrostis epigeios* — спор., тол.; *Festuca ovina* — конст., тол.; *F. pratensis* — спор., тол.; *Poa pratensis* — спор., тол.; *P. pratensis* ssp. *alpigena* — спор., тол.; *P. alpina* — спор., тол.; *Roegneria fibrosa* — спор., тол.; *Carex pedata* — спор., тол.; *Salix arbuscula* — конст., фил.; *S. hastata* — спор., тол.; *S. glauca* — спор. фил.; *Alnus incana* — конст., тол.; *Betula pubescens* — конст., тол.; *Rumex obtusifolius* — спор., тол.; *Stellaria nemorum* — спор., тол.; *Cerastium vulgare* — конст., фил.; *Anemone sylvestris* — спор., фил.; *Trollius europaeus* — спор., тол.; *Atragene sibirica* — конст., тол.; *Delphinium elatum* — спор., тол.; *Erysimum hieracifolium* — конст., тол., цф; *Cotoneaster melanocarpus* — спор., фил.; *Sorbus sibirica* — конст., фил.; *Rubus saxatilis* — конст., тол.; *Rosa acicularis* — конст., тол.; *Padus avium* — конст., тол.; *Anthyllis arenaria* — спор., фил., цф; *Astragalus frigidus* — спор., фил.; *A. uralensis* — спор., фил.; *Hedysarum hedysaroides* — конст., фил.; *H. hedysaroides* ssp. *arcticum* — спор., фил.; *Vicia sepium* — спор., тол.; *Lathyrus vernus* — конст., тол.; *L. pratensis* — спор., тол.; *L. palustris* — спор., фил.; *Angelica sylvestris* — спор., тол.; *Polygala amarella* — конст., фил., цф; *Viola canina* — спор., тол.; *V. rupestris* — спор., фил., цф; *V. mauritii* — спор., фил.; *Daphne mezereum* — спор., тол.; *Orthilia secunda* — спор., тол.; *Pyrola rotundifolia* — конст., тол.; *P. chlorantha* — спор., фил.; *Arctostaphylos uva-ursi* — конст., фил.; *Vaccinium vitis-idaea* — конст., тол.; *V. uliginosum* — спор., тол.; *Chamerion angustifolium* — конст., тол., цф; *Empetrum nigrum* — конст., тол.; *Galium boreale* — спор., тол.; *Myosotis caespitosa* — спор., тол.; *Thymus serpyllum* — спор., тол., цф; *Pedicularis sceptrum-carolinum* — спор., фил.; *Euphrasia frigida* — спор., тол., цф; *Pinguicula alpina* — конст., фил.; *P. vulgaris* — спор., фил.; *Plantago media* — спор., тол.; *Linnaea borealis* — спор., тол.; *Valeriana wolgensis* — спор., тол.; *Campanula rotundifolia* — конст., фил.; *Erigeron acris* — конст., тол.; *E. politus* — конст., тол.; *Antennaria dioica* — конст., тол.; *Saussurea alpina* — конст., фил.; *Senecio integrifolius* — спор., фил.; *Ligularia sibirica* — спор., фил.; *Solidago virgaurea* — конст., тол.; *Tanacetum vulgare* — конст., тол., цф; *Tussilago farfara* — конст., тол., цф; *Scorzonera austriaca* — конст., фил.; *Taraxacum officinale* — спор., тол.; *Crepis sibirica* — спор., тол.; *C. tectorum* — конст., фил.; *Hieracium umbellatum* — конст., тол.; *H. lachenalii* — спор., тол.

О реликтовом характере многих видов обнажений свидетельствуют их крайне спорадическое распространение, а также оторванность их местонахождений от основной части ареала. Они обнаружены лишь в 1—2—3 местах Беломорско-Кулойского плато (Добряков, 1972). На картах ареалов, составленных И. И. Павалаке (1976), видно, что арктоальпийские и арктические виды на европейском севере имеют регрессивный тип ареала, характеризующийся дисперсной, часто «островной» топографической структурой (Миняев, 1966).

На обнажениях обитают многие арктоальпийские реликты, однако данный тип местообитания не является единственным для этой группы растений. Некоторые арктоальпийцы встречаются в составе зональной или вторичной растительности (*Ranunculus reptans*, *Salix glauca*, *Poa alpina*, *Polygonum viviparum*, *Saxifraga hirculus*, *Dianthus repens*, *Nardosmia frigida*).

Пинежский край покрывался льдами последнего вюрмского оледенения если не полностью, то в большей своей части, и арктоальпийский элемент флоры этого края является отголоском перигляциальной флоры (Юдин, 1963). Ю. П. Юдин был совершенно прав в том, что нет никаких оснований рассматривать арктоальпийцев в условиях северной тайги с точки зрения возможности их заноса в голоцене, а также в том, что нет оснований определять для некоторых элементов этой флоры возраст более ранний, чем вюрм. Следует отметить, что, несмотря на длительную изоляцию локальных популяций многих арктоальпийцев, среди них не произошло заметной расовой дифференциации, как, например, с *Dryas octopetala* в отрогах Альп (Schmid, 1928).

Кроме арктоальпийцев, на обнажениях Пинежья обитают и виды, находящиеся на северном пределе своего распространения (*Epipactis atrorubens*, *Scorzonera austriaca*). Здесь поселяются также виды (*Ligularia sibirica*, *Delphinium elatum*, *Dendranthema zawadskii* и др.), придающие, по словам А. И. Толмачева (1938), флоре Пинежья отчетливый сибирский оттенок. Сибирские виды в Пинежье в лучшем случае являются толерантными по отношению к кальцию, но тем не менее их обилие в этом крае можно связывать с распространением кальцийсодержащих субстратов. Это касается даже *Paeonia anomala*, не обитающей на гипсах непосредственно.

Наконец, обращалось внимание на наличие на скалистых обнажениях степных и лесостепных видов. Эта точка зрения справедливо критиковалась Толмачевым (1938) и Юдиным (1963).

Одним из основных факторов существования и выраженности реликтовых сообществ и группировок следует считать высоту обнажений, так как она связана с общей их площадью, а отсюда — с экологическим потенциалом конкретных обнажений. На низких обнажениях растительные группировки обеднены реликтовыми видами или вообще их не имеют. Напротив, на высоких (50—80 м) обнажениях обнаруживается максимальное число этих видов. Последнее обусловлено не столько большим разнообразием микроусловий среды по сравнению с низкими обнажениями, сколько специфической средой по всей площади обнажения. Теперь уже совершенно ясно, что микроклимат участка в немалой степени связан с его площадью при прочих равных условиях. На обнажениях Пинежья хорошо заметно, что высокие обнажения более благоприятны для существования реликтов, чем низкие, однако указать основную причину этого благоприятствования пока не представляется возможным скорее всего из-за того, что этой причиной является не один фактор среды, а весь комплекс факторов. Исключением из нашего правила о связи площади обнажений и их флористического богатства являются обнажения близ пос. Усть-Пинега, которые достигают высоты не более 10 м, но на которых обнаружены реликтовые виды, не найденные на обнажениях высотой до 50 м по рекам Сотка, Келда, Полта и др. (*Woodsia glabella*, *Galatella punctata*, *Arabis hirsuta*, *A. septentrionalis*, *Androsace septentrionalis* и др.).

Существует точка зрения, что обнажения подвержены значительному охлаждающему действию воздушных масс, застаивающихся в расщелинах и пещерах. Это и служит якобы фактором благоприятствования для арктоальпийских видов. При несомненной роли холодного воздуха в режиме среды на обнажениях едва ли этот фактор является решающим. Вместе с тем обнажения южной экспозиции обычно лишены арктоальпийских видов вследствие интенсивного прогревания. А. Н. Пономарев (цит. по: Юдин, 1963) пришел к выводу, что выходы известняков обладают широким диапазоном колебаний температуры в зависимости от экспозиции. На южных склонах суточная амплитуда температур превышает в солнечную погоду 45°, тогда как на северных склонах она намного меньше.

Гипсовые скальные обнажения существуют не только по долинам рек, паводковая деятельность которых способствует движению поверхностных слоев склонов. Они обнаруживаются и вдоль оврагов или лощин, где нередко затенены древесным пологом. В этих условиях существуют сомкнутые сообщества *Arctous alpina* и *Salix reticulata*, но отсутствует большинство видов, обитающих на открытых скалах.

Заслуживает внимания тот факт, что в Пинежье на обнажениях гипса и известняков вполне обычны некоторые эрикоидные кустарнички (брусника, две толокнянки, шикша) и массовы грушанковые, но вереск на них не растет, так же как подбел и кассандра, для которых необходима сырая болотистая почва.

Кальцефилия растений должна исследоваться в региональном плане, так как один и тот же вид по-разному ведет себя в разных частях своего ареала: в одной области он может быть кальцефитом, а в другой — кальцефобом. Ярким примером сказанного является поведение белозора болотного.

В северной Франции *Parnassia palustris* является характерным видом сырых лугов на мелах (Stott, 1970). В Англии этот вид относится к категории базифильных видов (Small, 1954) и к таковым же он относится и на Чукотке, тогда как

в Ленинградской обл. белозор болотный характерен для сырых лугов с кислыми почвами. В Германии он обитает на болотах, в сосновых лесах и на сухих скалах (Schmid, 1928). На северо-востоке Европы его считают предпочитающим сырые и переувлажненные местообитания («Флора Северо-Востока европейской части СССР», 3). В Пинежье этот белозор растет в разных условиях, но его тяготение к кальцийсодержащим субстратам хорошо заметно. Именно на этих субстратах *Parnassia palustris* растет в большом обилии при весьма незначительном содержании грунтовых вод, хотя в целом является гигрофильным видом (компенсаторный эффект).

Другим примером подобного рода является поведение *Dryas octopetala* ssp. *punctata*. В Пинежье это — калькареофит; в Забайкалье эта дриада — кальцефит (Иванова, 1976), тогда как на Чукотке она значительно чаще встречается на кислых субстратах, хотя способна расти и на известняках.

Калькареофиты являются реликтами, хотя обратное отношение (т. е. реликты являются калькареофитами) далеко не обязательно. Некоторые реликты Пинежья обитают только в болотах, на лугах или в лесах.

Кальцийсодержащие субстраты определяют кислотность почв от нейтральной до щелочной, а интервал pH почв, к которому тяготеет тот или иной вид, определяется метаболизмом растений этого вида (Small, 1954). Экологическая амплитуда вида в любом данном районе обусловлена способностью растений к изменениям метаболизма, что фиксируется по количеству метаболитов, в частности алкалоидов (Tölgyesi, Kaposi, 1976). Судя по поведенческим реакциям, метаболизм растений одного вида существенно различен в разных областях; в некоторых случаях, очевидно, происходит уменьшение разнообразия метаболических процессов, характерных для вида, причем это уменьшение сдвигается в сторону щелочной среды обитания. Подобная направленность связи метаболизма растений и среды согласуется с преобладанием базитолерантных видов над ацидотолерантными (Small, 1954).

К сожалению, мы не располагаем данными по кислотности почв в Пинежье и можем говорить об их реакции лишь вобщем, основываясь на косвенных соображениях (положение и окружение участка, подток грунтовых и поверхностных вод, характер подстилающих пород, растительность). Это касается аккумулятивного комплекса местообитаний, к которому, помимо различных галечниковых и щебнистых участков, относятся низкие террасы, испытывающие влияние паводковых вод. Реки, текущие вдоль выходов гипсов и известняков, имеют жесткую, богатую растворенными солями кальция воду. Воздействие этой воды на почвы обогащает их бикарбонатом и бисульфитом кальция, а также коллоидами, содержащими кальций.

Б. Б. Полынов считал, что минеральные элементы в речных водах имеют биогенное происхождение, т. е. поступают в результате минерализации органического вещества, а не при растворении водой горных пород (Перельман, 1975). Отчасти это, конечно, так, но растворение горных пород в воде также происходит, так как растения поглощают лишь растворенные соли. Реки, текущие по известнякам или гипсам, имеют жесткую воду отнюдь не потому, что в нее попадает много освободившегося при минерализации остатков растений и животных кальция. Напротив, кальцефильные виды на заливаемой части поймы получают условия благоприятствования на таких реках.

Почва, насыщенная кальцием, имеет нейтральную реакцию, а если она к тому же богата гумусом, то обладает зернистой структурой (Качинский, 1975). Такие почвы весьма характерны для низких (до 1 м) надпойменных террас рек Пинежья, на этих террасах существуют различные типы растительности, среди которых не всегда обнаруживаются виды кальцефитного комплекса: например, на лугах такие виды отсутствуют и причину этого отсутствия можно видеть в наличии сильных конкурентных отношений между луговыми мезофитами.

Не встречаются кальцефиты и среди кустарниковых зарослей на низких террасах, но в пойменных ельниках, особенно расположенных близ гипсовых скал, они весьма обычны. Д. Н. Сабуров (1972 : 137) пишет: «высокотравные ельники в логах и речных долинах — свидетельство карбонатности аллювия». Возможно, что это справедливо не во всех случаях. Высокотравные ельники

вполне обычны на террасах из суглинка, куда не осуществляется грунтовый подток вод от кальцийсодержащих пород, которых вообще нет поблизости. В такой ситуации говорить о карбонатности можно, лишь установив ее при химическом анализе почвы.

К кальцефитам пойменных ельников, расположенных в местах с подтоком грунтовых вод от гипсов или известняков, относятся *Cypripedium calceolus*, *Cortusa matthioli*, *Saussurea alpina*, *Thalictrum minus*, *Hedysarum hedysaroides*, *Anemone sylvestris*, *Calypso bulbosa*, *Cystopteris montana* и др. Однако большая часть видов пойменных ельников, которых может быть до 50 на площади 100 м^2, собственно кальцефитами не являются.

Многие кальцефиты пойменных ельников — это одновременно виды, для которых требуются постоянная влажность почвы, затенение древесным пологом, а также, конечно, обогащенность почвы карбонатом кальция. В местах, где хотя бы одно из этих условий не выполняется, кальцефиты отсутствуют. Флористическую связь пойменных ельников и обнажений показывают *Daphne mezereum*, *Astragalus frigidus*, *Saussurea alpina*. Эти виды демонстрируют тот факт, что необходимым условием их произрастания в Пинежье является наличие кальция в грунте, каков бы не был этот грунт по физическим качествам.

По берегам рек Пинежья часто встречаются россыпи известнякового щебня, однако кальцефитов, которые были бы специфичны для этих местообитаний, не имеется, хотя кальцефилы с широкой экологической амплитудой растут и здесь. Вместе с растениями озерных аллювиев, обогащенных кальцием, набор видов этих россыпей составляет кальцефитный аллювиальный комплекс.

Список видов кальцефитного аллювиального комплекса

Equisetum arvense — конст.; *E. pratense* — спор.; *E. palustre* — спор.; *Selaginella selaginoides* — спор.; *Sparganium angustifolium* — спор.; *Potamogeton pectinatus* — конст.; *Triglochin palustre* — спор., фил.; *Phalaroides arundinacea* — конст.; *Lerchenfeldia flexuosa* — конст.; *Trisetum sibiricum* — спор., фил.; *Festuca pratensis* — спор., тол.; *F. rubra* — спор., тол.; *F. arenaria* — спор., тол.; *Agropyron repens* — спор., тол.; *Roegneria fibrosa* — спор., тол.; *Poa alpina* — конст., фил.; *P. palustris* — спор., тол.; *Schoenoplectus lacustris* — спор., тол.; *Carex gracilis* — конст., тол.; *C. acuta* — конст., фил.; *Allium schoenoprasum* — конст., фил.; *Cypripedium calceolus* — спор., фил.; *Dactylorhiza baltica* — спор., фил.; *D. incarnata* — спор., фил.; *D. fuchsii* — спор., фил.; *Gymnadenia conopsea* — конст., фил.; *Populus tremula* — спор., фил.; *Salix arbuscula* — спор., фил.; *S. pyrolifolia* — спор., фил.; *S. hastata* — конст., фил.; *S. dasyclados* — спор., фил.; *S. glauca* — спор., фил.; *Alnus incana* — конст., фил.; *Urtica dioica* — спор., тол.; *Polygonum viviparum* — конст., фил.; *Rumex acetosa* — спор., тол.; *R. longifolius* — спор., тол.; *R. obtusifolius* — спор., тол., цф; *Chenopodium album* — конст., фил.; *Stellaria crassifolia* — конст., тол.; *S. palustris* var. *fennica* — конст., фил.; *S. graminea* — спор., тол.; *Cerastium vulgare* — конст., фил.; *Silene vulgaris* — конст., фил.; *Dianthus superbus* — конст., тол.; *Ranunculus reptans* — спор., тол.; *Thalictrum flavum* — спор., тол.; *T. aquilegifolium* — спор., тол.; *Caltha palustris* — конст., тол.; *Erysimum cheiranthoides* — конст., тол.; *Parnassia palustris* — конст., фил.; *Cotoneaster melanocarpus* — спор., тол.; *Sorbus sibirica* — спор., фил.; *Fragaria vesca* — конст., тол.; *Filipendula ulmaria* — конст., тол.; *Sanguisorba officinalis* — спор., тол.; *Trifolium repens* — спор., тол.; *T. pratense* — спор., тол.; *Hedysarum hedysaroides* — конст., фил.; *Lathyrus pratensis* — спор., тол.; *Archangelica officinalis* — конст., тол.; *Angelica sylvestris* — конст., тол.; *Gentiana lingulata* — конст., тол.; *Menyanthes trifoliata* — спор., тол.; *Myosotis caespitosa* — спор., тол.; *Prunella vulgaris* — конст., фил.; *Mentha arvensis* — конст., фил.; *Veronica longifolia* — конст., фил.; *Euphrasia frigida* — конст., фил.; *Rhinanthus major* — конст., фил.; *Pedicularis sceptrum-carolinum* — конст., фил.; *P. palustris* — спор., тол.; *Pinguicula alpina* — спор., фил.; *Plantago lanceolata* — конст., тол.; *P. media* — конст., тол.; *Galium boreale* — конст., тол.; *G. uliginosum* — спор., тол.; *Lonicera cae-*

rulea — конст., тол.; *Valeriana wolgensis* — конст., тол.; *Campanula rotundifolia* — конст., фил.; *Erigeron acris* — спор., тол.; *E. elongatus* — спор., тол.; *Inula salicina* — спор., фил.; *Tanacetum vulgare* — конст., тол.; *Artemisia vulgaris* — конст., тол.; *Tussilago farfara* — конст., тол.; *Nardosmia laevigata* — конст., фил.; *Cirsium lanceolatum* — спор., тол.; *C. oleraceum* — конст., фил.; *C. heterophyllum* — спор., тол.; *C. arvense* — спор., тол.; *Crepis sibirica* — спор., тол.; *Hieracium umbellatum* — конст., тол.

Большинство видов галечникового разнотравья (*Dianthus superbus*, *Silene vulgaris*, *Phalaroides arundinacea*, *Inula salicina*, *Allium schoenoprasum*, *Lathyrus pratensis*, *Filipendula ulmaria* и др.) являются видами, толерантными к карбонату кальция, так как встречаются и на кислых субстратах. К ним же должна быть отнесена и *Selaginella selaginoides*, которая в других областях характеризуется как кальцефильный вид. По J. Small (1954), этот вид обитает в интервале pH 4.8—7.0. Обилие орхидных (*Dactylorhiza baltica*, *D. fuchsii*, *D. incarnata*, *D. maculata*), а также *Pedicularis sceptrum-carolinum* на речных галечниках, очевидно, можно связать с карбонатностью субстрата. Однако здесь же нередко встречается *Cirsium oleraceum*, обладающий большей способностью накапливать в тканях кальций на кислых почвах (на гнейсах), чем на известняках (Tölgyesi, Csapody, 1973).

Толерантными к жесткости воды являются виды, образующие заросли вдоль берегов: *Nardosmia laevigata*, *Equisetum fluviatile*, *Schoenoplectus lacustris*, *Carex gracilis*, *C. wiluica*, *C. aquatilis*, многие ивы.

Аккумулятивный комплекс местообитаний характеризуется, таким образом, постоянством достаточного или обильного увлажнения. В карстовом комплексе характер увлажнения может быть самым разным. Так, суффозионный карст большей частью испытывает дефицит почвенной влаги, так как сам суффозионный процесс обусловлен быстрым просачиванием атмосферной влаги вглубь, а боковой подток грунтовых вод невозможен по условиям орографии (суффозионные поверхности занимают обычно наиболее возвышенные участки).

На суффозионном карсте развиваются наиболее продуктивные лиственничники или березовое мелколесье. Из кустарников обильна *Ribes rubrum*, встречается *Cotoneaster melanocarpus*. Кальцефиты, обитающие на суффозионном карсте, — те же, что и на скалах гипса, но довольно часто их набор весьма обеднен. Он включает *Scorzonera austriaca*, *Astragalus frigidus*, *Saussurea alpina*, *Arctous alpina* и некоторые другие. Здесь же растут *Astragalus danicus*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Rosa acicularis*, *Rubus idaeus*, *R. saxatilis*, *R. arcticus*, *Lonicera caerulea* и другие толерантные к кальцию виды.

В карстовых воронках на низких местах условия влажности благоприятны для относительно гигрофильных видов. Однако влияние кальцийсодержащих пород нередко скрадывается мощной дерниной зеленых и сфагновых мхов. В случаях, когда карстующийся гипс покрыт моренным некарбонатным суглинком, воронки образуются за счет провала этого суглинка. В таких воронках залежи гипса не влияют на почву и на древостой. В этих условиях встречаются ельники или сосняки, если гипсы покрыты песчаной толщей. В Пинежье пунктуально подтверждается ситуация, описываемая P. Stott (1970) для северной Франции. Он пишет, что в местах, где известьсодержащие породы перекрыты слоем песков или глин, произрастают, виды, характерные для силикатных пород (*Calluna vulgaris*, *Deschampsia flexuosa* и др.). В северной Норвегии были проведены исследования, касающиеся произрастающих рядом кальцефитов и кальцефобов (Coombe, White, 1951). Авторы установили, что когда кальцефиты и кальцефобы растут по соседству, то корневые системы первых находятся в минеральном субстрате (доломит), вторых — в моховых латках мощностью до 23 см. На этих латках с нулевым содержанием кальция и pH 4 растут куртины *Empetrum*. На Чукотке было обнаружено, что кальцефиты способны расти бок о бок с кальцефобами на нейтральных почвах, подвергающихся промывному действию талыми водами (Кожевников, 1976). В такой ситуации почва почти не содержит свободного карбоната кальция, но в ней очень мало и органических кислот, так как и то и другое вымывается практически дистиллированной водой. Затем было показано, что на кислых почвах, содержащих только обменный кальций, обитают в основном кальцефобы; на нейтральных почвах, содержащих,

кроме обменного кальция, его растворенные соли, поселяются кальцефилы и базифилы, а на нейтральных почвах только с обменным кальцием обитают и кальцефилы, и базифилы (Кожевников, 1978, 1979).

Учитывая приведенные сведения, резонно попытаться уяснить возможные причины «аномального» поведения кальцефитов Пинежья. Под аномальным поведением понимается такое, когда в большинстве случаев приуроченный к выходам гипсов вид иногда обнаруживается в иной экологической обстановке. В серии подобных случаев особое внимание привлекает произрастание реликтовых кальцефитов на боровых песках. Так, на р. Келде найдены невысокие обнажения гипса в сильно закарстованном участке соснового бора на песках. На выходах гипсов растут *Anthyllis arenaria*, *Dendranthema zawadskii*, *Hedysarum hedysaroides* ssp. *arcticum*, *Astragalus uralensis*. Эти виды произрастают и на соседних боровых песках вместе с *Pulsatilla patens* и *Antennaria dioica*, экологический оптимум которых находится на этих песках, но они толерантны и к известьсодержащим породам, нередко поселяясь на них. Расселение растений, связанных своим произрастанием с гипсами, на пески чаще происходит на смежные с гипсами участки песков, однако возможны случаи, когда кальцефиты встречаются на песках вдали от ближайших выходов гипса. Например, *Thymus serpyllum* весьма обычен на гипсовых обрывах р. Сотки, но севернее встречается только на боровых песках, достоверно отсутствуя на аналогичных обрывах р. Полты. Из этого факта отнюдь не следует, что эти пески являются карбонатными, как это принял Сабуров (1972).[1] Напротив, пески большей частью выщелочены, и в них происходит образование ортзандового горизонта (Леонтьев, 1935). В песках, не покрытых лишайниковым ковром, не накапливаются также органические кислоты. Последнее и является, по-видимому, основным фактором, способствующим поселению кальцефитов на песках в местах с разреженной растительностью. Четким индикатором ничтожного содержания почвенного кальция на песках является вереск (*Calluna vulgaris*), который в культуре не способен выносить даже то количество кальция, которое содержится в опаде деревьев, растущих на кальцийсодержащих субстратах, если этот опад используется для укрытия растений на зиму (Underhill, 1971). Если высказанное предположение правильно, то мы видим в нем четкую аналогию со случаями совместного произрастания кальцефитов и кальцефобов на Чукотке (см. выше). Однако, эта аналогия только принципиальная, используемая на уровне экологических групп, так как виды, составляющие эти группы, здесь и там не одни и те же. Тесную флористическую связь между сосновыми борами на песках и реликтовыми участками верещатников с *Dryas octopetala* var. *collina* в предгорьях Альп установил E. Schmid (1928), который не пытался осветить эту связь с экологической точки зрения. По всей вероятности, флористическое сходство, с которым имел дело Schmid, обусловлено прежде всего ничтожным содержанием кислых соединений в сухих почвах как на доломитах, так и на песках.

Важный вывод, который мы должны сделать, исходя из наблюдений в Пинежье, что на кислых почвах формируются устойчивые в фитоценологическом отношении флористически бедные ассоциации, в которых 2—3 доминирующих вида создают почти сплошной растительный покров, препятствуя поселению здесь других видов. Такие ассоциации занимают огромные площади. К ним относятся, в частности, зеленомошные ельники-черничники, различные типы болот. В этой обстановке создается сильное биотическое давление, которое не способно выдержать большинство видов, в то время как ацидофилы являются одновременно и ценофилами (*Betula nana*, *Vaccinium myrtillus*, *Cassandra calyculata*, *Eriophorum vaginatum*, *Rubus chamaemorus*, *Diphasium complanatum*, *Luzula pilosa*, *Deschampsia cespitosa*, *Trientalis europaea* и др.).

Напротив, на нейтральных и основных почвогрунтах, характеризующихся различными комбинациями микроклиматических факторов, формируются более или менее неустойчивые ассоциации, нередко очень богатые во флористиче-

---

[1] В книге Д. Н. Сабурова (1972) много места уделено различной индикации. Нам представляется, что многие выводы, сделанные им в этом плане, основаны на частных случаях и не проверены на массовом материале. На индикационные признаки, данные этим автором, совсем нельзя полагаться.

ском отношении. На этих почвогрунтах существует подавляющее большинство видов флоры Пинежья, насчитывающей 734 вида (Добряков, Симачева, 1976). По-видимому, такие отношения вообще характерны для голарктических флор.

В пинежской флоре насчитывается больше 120 кальцефитов (из них почти половина — калькареофиты), т. е. соответственно около 17 и 8%. Кальцефиты имеются в различных семействах, но предпочтение видов одного семейства по отношению к кальцийсодержащим субстратам не наблюдается. Напротив, в каждом более или менее обширном семействе одни виды обитают только на кальцийсодержащих субстратах, другие — только на кислых почвах, третьи — на нейтральных. Так, в сем. *Fabaceae*, насчитывающем по списку Добрякова и Симачевой (1976) 27 видов (не считая сорные заносные), 9 видов — кальцефиты, 13 видов — обитатели нейтральных почв и 5 видов, поселяющихся на кислых почвах, хотя и не всецело к ним привязанных. По некоторым данным, представители этого семейства накапливают кальций в своих тканях в весьма значительном количестве — 15.6 г/кг CaO (Tölgyesi, 1965). Почти равный показатель (15.8 г/кг), согласно тому же источнику, характеризует сем. *Rosaceae*, насчитывающее во флоре Пинежья 37 видов. Из них 5 видов кальцефиты, 29 — обитатели нейтральных субстратов и только 3 — обитатели кислых почв.

Во флорах некоторых бассейнов рек Пинежья имеются следующие отношения. Во флоре бассейна р. Сотки (453 вида, без сорных) насчитывается около 50 калькареофитов и отчетливых кальцефитов (11%). В бассейне р. Келды на 429 аборигенных видов приходится 54 калькареофита и кальцефила (12%). На р. Полте соответствующие отношения равны 409 и 38 видов (9%).

Беломорско-Кулойское плато представляет собой благоприятный регион для дальнейших исследований различных аспектов кальцефилии растений. Автор надеется, что данная статья привлечет внимание ботаников к этой интересной проблеме.

ЛИТЕРАТУРА

Д о б р я к о в П. М. (1972). Флористические исследования на северо-востоке европейской части СССР. Вестн. ЛГУ, отд. биол., 9. — Д о б р я к о в П. М., С и м а ч е в а Е. В. (1976). О флоре Пинежско-Верхнекулойского района (Архангельская область). Бот. ж., 61, 9. — И в а н о в а М. М. (1976). Особенности растительности на известьсодержащих породах Станового нагорья. Бот. ж., 61, 5. — К а ч и н с к и й Н. А. (1975). Почва, ее свойства и жизнь. М., Наука. — К и р п и ч н и к о в М. Э. (1947). Заметка о флоре известняков по р. Белой Кедве. Бот. ж., 32, 5. — К о ж е в н и к о в Ю. П. (1976). Кальцефилия растений на западе Чукотского полуострова. Бот. ж., 61, 2. — К о ж е в н и к о в Ю. П. (1978). Кальцийсодержащие биогеоценозы Чукотки и проблема кальцефилии растений. В кн.: Структурно-функциональные особенности естественных и искусственных биогеоценозов (тезисы докладов). Днепропетровск. — К о ж е в н и к о в Ю. П. (1979). Флора основания Чукотского полуострова. Деп. ВИНИТИ, № 1154-79. — Л е о н т ь е в А. М. (1935). Геоботанические районы Беломорско-Кулойской части Северного края. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. III, Геоботаника, 2. — Л е с к о в А. И. (1938). Флора известняков по реке Кожве. В кн.: Материалы по ист. разв. флор европ. севера СССР. Архангельск. Изд. Главсевморпути. — М и н я е в Н. А. (1966). История развития флоры северо-запада европейской части РСФСР с конца плейстоцена. Автореф. докт. дис. Л. — П а в а л а к е И. И. (1976). О южных пределах распространения арктических и арктоальпийских видов растений на европейской территории СССР. В кн.: Ареалы растений флоры СССР, 3. Л., ЛГУ. — П е р е л ь м а н А. И. (1975). Геохимия ландшафта. М., Наука. — С а б у р о в Д. Н. (1966). Растительность как индикатор моренных отложений различного литологического состава в условиях северной тайги. Бот. ж., 55, 11. — С а б у р о в Д. Н. (1972). Леса Пинеги. Л., Наука. — Т о л м а ч е в А. И. (1938). О характере арктоальпийских и некоторых локально связанных с ними элементов флоры в районах рек Пинеги и Сотки. Материалы по ист. разв. флор европ. севера СССР. Архангельск, Изд. Главсевморпути. — Ф е д о р о в ы Ал. А. и Ан. А. (1929). К вопросу о реликтовом характере арктоальпийских и степных растений Пинежской флоры. Тр. Лен. общ. естествоиспыт., 9, 3. — Ф л о р а Северо-Востока европейской части СССР. (1974, 1976, 1977), 1—4. Ред. А. И. Толмачев. — Ю д и н Ю. П. (1938). Флора известняков по реке Сойве. Материалы по ист. разв. флор европ. севера СССР. Архангельск, Изд. Главсевморпути. — Ю д и н Ю. П. (1963). Реликтовая флора известняков северо-востока европейской части СССР. Материалы по ист. флоры и растит. СССР, 4. М.; Л., Изд. АН СССР — C o o m b e D. E., W h i t e F. (1951). Notes on calcicolous communities and peat formation in Norwegian Lappland. J. of Ecol., 39, 1. — N o r d h a g e n R. (1964). Om *Oxytropis lapponica* (Wg.) Gaud. og *O. deflexa* (Pall.) DC. subsp. *norvegica* Nordh. Svensk. Bot. Tidskr., 58, 1. — S c h m i d E. (1928). Eine Form von *Dryas octopetala* L. aus der ostalpinen Erica-heide und ihre florengeschichtliche Deutung. Sonderabdruck aus der Festschrift Hans Schinz beiblatt Nr. 15 zur Vierteljahrsschrift der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich, 73. — S m a l l J. (1954). Modern aspects of pH (with special reference to plants

and soil). London. — S t o t t P. A. (1970). The study of chalk grassland in Northern France. An historical review. Biol. J. of the Linnean Soc., 2, 3. — T ö l g y e s i G. (1965). Applicability of newest knowledge on the microelement content of plants in different fields of agricultural sciences. Acta Agronomica Hungarica, 13. — T ö l g y e s i G., C s a p o d y I. (1973). Nutrient uptake of the natural vegetation of the litomorphic brown forest soils in the Sopron Region. Agrokemia es Talajatan, 22. — T ö l g y e s i G., K a p o s i P. (1976). Microelement and habitat requirements of *Vinca minor* L. Acta Agron. Acad. Scien. Hung., 25, 1—2.— U n d e r h i l l T. L. (1971). Heaths and heathers. Newton abbot.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 13 IV 1981.

S U M M A R Y

Belomorsk-Kuloysk Plateau is abundant with the calciumcontaining rocks that results in the great number of calciphylous species in its flora. Three complexes of these species: erosial, alluvial, and suffosial — are considered in the paper. Every complex includes the species that tend to have calcium excess and are characteristic for different physiographic conditions. There is a group of obligate calciphyles-calcareophytes, which at the same time are the relicts of the last Glaciation end. The proposal is made that the fact of growing of calciphytes on sands can be explained by the leaching of acid compounds out of sands, which leads to neutral substratum available for calciphytes.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.9 (571.1/.5)

Т. М. Заславская, В. В. Петровский

О ФЛОРЕ ЛЮПВЕЕМСКОГО ГОРНОГО МАССИВА (АНЮЙСКОЕ НАГОРЬЕ)

T. M. ZASLAVSKAYA, V. V. PETROVSKY. ON THE FLORA OF LYUPVEYEM MASSIF (ANJUY UPLAND)

Приводится и анализируется список видов восточной части Люпвеемского горного массива, насчитывающий 434 таксона. Сравнивается флористический состав пяти конкретных флор, обследованных в пределах массива. Обсуждаются методические вопросы инвентаризации флор в горных районах.

Люпвеемский горный массив (ЛГМ) представляет собой одно из наиболее крупных поднятий в северо-западной части Анюйского нагорья. Он расположен юго-западнее водораздела р. Раучуа, впадающей в Восточно-Сибирское море, и р. Погынден — крупнейшего правого притока р. Малый Анюй, входящей в систему р. Колымы. Максимальные отметки высот в массиве — 1000—1400 м, а днища речных долин в центральной части массива имеют отметку 300—400 м над ур. м. К западу, северу и востоку ЛГМ постепенно переходит в низкогорные гряды, а на юге резко отграничивается сравнительно неширокой долиной р. Погынден от горного массива Пырканай. В системе Анюйского нагорья ЛГМ рассматривается как среднегорная территория.

В пределах ЛГМ на обширных пространствах прослеживаются выходы магматических пород, преимущественно кислого состава (граниты, грано-диориты, диориты и др.). Не менее широко представлены и осадочные породы, главным образом триасового возраста (песчаники, алевролиты, сланцы). Определенное своеобразие ландшафту придают выходы осадочных пород палеозойского возраста — известковистые песчаники, кристаллические сланцы, мраморы и мраморизованные известняки. На большей части ЛГМ преобладают ландшафты южных гипоарктических тундр, где широко представлены щебнистые травяно-кустарниковые тундры, а в долинах рек — кочкарные и бугорковые тундры и местами — заросли пойменных кустарников. В южной части ЛГМ проходит северная граница леса, что накладывает определенный отпечаток на характер растительных сообществ и местных флористических комплексов.

В летние сезоны 1974 и 1978 гг. авторы провели инвентаризацию флоры сосудистых растений в пяти пунктах ЛГМ, перечисленных ниже.[1]

1. Верховья ручья Проходного, правого притока р. Алярмагтын (бассейн р. Погынден), водораздел рек Алярмагтын и Вернитакайвеем, левого притока р. Раучуа.
2. Бассейн ручья Ягодного, правого притока р. Алярмагтын, 18 км южнее пункта 1.
3. Окрестности горы Дуга (1158 м), низовья р. Алярмагтын, 15 км южнее пункта 2.
4. Бассейн среднего течения р. Люпвеем, правого притока р. Погынден, в 36 км к западу от пункта 2.
5. Низовья р. Янрамкываам, правого притока р. Погынден, в 24 км к западу от пункта 3 и в 18 км к ЮЮВ от пункта 4 (см. рисунок).

[1] Эти работы проводились методом конкретных флор (КФ), предложенным А. И. Толмачевым (1932—1935, 1974).

Картосхема расположения центров территорий конкретных флор в Люпвеемском горном массиве.

11 — ручей Проходной, *12* — ручей Ягодный, *13* — гора Дуга, *14* — р. Янрамкываам, *30* — р. Люпвеем. Остальными *цифрами* обозначены пункты флористических исследований в Анюйском нагорье.



Поскольку была обследована только восточная часть ЛГМ (площадь $\approx$1500 км²), мы задались вопросом, насколько полно изучение отдельных КФ в горном районе отражает (или может отражать) состав и специфику флористического комплекса, населяющего данный район. Анализ пяти КФ и последующее сравнение их с флорами соседних территорий (ср. Заславская, 1982) позволили выявить черты сходства и степень различия изучаемых объектов (см. список видов и табл. 1).

То, что доля циркумполярных видов невелика, является чертой, общей для всех флор Анюйского нагорья. Точно так же относительно высокий процент восточносибирских и восточносибирско-западноамериканских видов характерен почти для всех флор нагорья.

Таким образом, уже при сравнении пяти флор обнаруживаются закономерности, присущие большинству КФ Анюйского нагорья, флоре нагорья в целом и, следовательно, флоре всего ЛГМ.

Стараясь обеспечить полноту выявления флоры ЛГМ, мы постоянно имели в виду сложный рельеф и разнообразный литологический состав пород, слагающих массив. При инвентаризации флор были обследованы с несколькими повторностями практически все элементы рельефа, большинство литологических разностей и почти весь набор экотопов, встречающихся в восточной части ЛГМ. Таким образом, была достигнута достаточно высокая степень выявления флоры района. Территория каждой из обследованных флор составляла около 300 км², т. е. стандартную площадь, принятую при исследовании КФ (с протяженностью радиальных маршрутов 10 км).

В поисках наиболее экономичных и рациональных методов при флористических исследованиях мы неизбежно сталкиваемся с проблемой нахождения оптимального числа КФ, обследование которых необходимо для того, чтобы получить исчерпывающее представление о характере флоры определенной территории. В связи с этой проблемой интерес представляют данные, полученные при инвентаризации флоры ЛГМ. Из 434 видов, выявленных на территории ЛГМ, во флоре «ручей Проходной» найдено 309 видов (или 71.2% общего числа), во флоре «ручей Ягодный» — 261 вид (60.1%), во флоре «гора Дуга» — 288 видов (66.4%), во флоре «р. Янрамкываам» — 289 видов (66.6%) и во флоре «р. Люпвеем» — 322 вида (74.2%). Таким образом, изучение одной КФ в районе ЛГМ выявило от 60 до 74% флоры всей обследованной территории. Инвентаризация двух КФ обеспечивает выявление ³/₄ флоры района (от 76 до 89% всего видового состава). При трех исследованных КФ флора района выявляется на 82—96%. Если бы нами не были изучены две наиболее богатые КФ («руч. Проходной» и «р. Люпвеем»), во флористическом списке ЛГМ отсутствовали бы 42 таксона, встреченных только в этих двух пунктах, что составляет около 10% всей флоры изученной части ЛГМ. Следует заметить, что флоры, выявленные на 85—90%, считаются достаточно хорошей основой для флористических сравнений, особенно на равнинных территориях с гомогенными и однообразными флористическими комплексами. Однако в нашем случае в числе 42 видов, имеющих, как правило, ограниченное распространение, отмечены *Puccinellia wrightii*, *Kobresia sibirica*, *Carex krausei*, *C. trautvetterana*, *Draba macrocarpa*, *Dryas crenulata*, *Potentilla vahliana*, *Potentilla* sp. (aff. *P. crantzii*) — виды, нигде более в Анюйском нагорье не встреченные.

Таким образом, на территории площадью около 600 км² обнаружено не менее 8 видов, по-видимому, специфичных для ЛГМ (в пределах Анюйского

Вид	Конкретные флоры				
	ручей Проходной	ручей Ягодный	гора Дуга	р. Люпвеем	р. Янрамкываам
Woodsia glabella R. Br.	—	—	+	+	+
W. ilvensis (L.) R. Br.	—	—	+	+	—
Cystopteris dickieana R. Sim	—	—	—	+	+
C. fragilis (L.) Bernh.	+	—	—	+	+
Dryopteris fragrans (L.) Schott	—	—	+	+	+
Cryptogramma stelleri (S. G. Gmel.) Prantl	—	—	+	—	—
Botrychium lunaria (L.) Sw.	—	—	+	—	+
Equisetum arvense L. ssp. *boreale* (Bong.) Tolm.	+	+	+	+	+
E. fluviatile L.	—	—	—	—	+
E. scirpoides Michx.	+	+	+	+	+
E. variegatum Schleich. ex Web. et Mohr	+	+	+	+	+
Lycopodium pungens (Desv.) La Pyl. ex Kom.	—	—	—	—	+
L. selago L. ssp. *arcticum* Tolm.	+	+	+	+	+
Selaginella sibirica (Milde) Hieron.	+	+	+	+	+
Larix cajanderi Mayr	—	—	—	+	+
Pinus pumila (Pall.) Regel	—	—	—	+	+
Juniperus sibirica Burgsd.	—	—	—	+	—
Sparganium minimum Wallr.	—	+	+	+	+
Potamogeton subsibiricus Hagstr.	—	—	—	—	+
Hierochloë alpina (Sw.) Roem. et Schult.	+	+	+	+	+
H. pauciflora R. Br.	+	+	+	—	—
Alopecurus alpinus Smith ssp. *borealis* (Trin.) Jurtz.	+	+	+	+	+
A. glaucus Less.	—	—	—	+	—
Arctagrostis arundinacea (Trin.) Beal	+	+	+	+	+
A. latifolia (R. Br.) Griseb.	+	+	+	+	+
Agrostis vinealis Schreb. ssp. *kudoi* (Honda) Tzvel.	—	+	+	+	+
Calamagrostis holmii Lange	+	+	+	+	+
C. langsdorffii (Link) Trin.	—	—	—	—	+
C. lapponica (Wahlenb.) C. Hartm.	—	+	+	—	+
C. neglecta (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Scherb.	—	+	+	+	+
C. purpurascens R. Br.	+	—	—	+	+
C. purpurea (Trin.) Trin.	—	+	—	—	+
Deschampsia borealis (Trautv.) Roshev.	+	+	—	+	—
D. glauca C. Hartm.	+	+	—	—	—
D. sukatschewii (Popl.) Roshev.	—	+	+	+	+
Trisetum sibiricum Rupr. ssp. *litorale* Rupr. ex Roshev.	+	+	+	+	+
T. spicatum (L.) K. Richt.	+	+	+	+	+
Helictotrichon dahuricum (Kom.) Kitag.	—	—	+	—	+
Koeleria asiatica Domin	+	+	—	—	—
Pleuropogon sabinii R. Br.	—	—	—	—	+
Poa alpigena (Blytt) Lindm. s. str.	+	+	+	+	+
P. alpigena ssp. *colpodea* (Th. Fries) Jurtz. et Petrovsky	+	+	+	—	—
P. arctica R. Br.	+	+	+	+	+
P. glauca Vahl s. l.	+	+	+	+	+
P. malacantha Kom.	+	+	+	+	+
P. palustris L.	—	—	—	+	—
P. paucispicula Scribn. et Merr.	+	+	+	—	+
P. pratensis L.	+	+	+	+	+
P. pseudoabbreviata Roshev.	+	+	+	—	+
P. sibirica Roshev.	+	+	—	+	+
P. tolmatchewii Roshev.	+	+	—	—	—
Arctophila fulva (Trin.) Anderss.	+	+	+	—	+
Phippsia algida (Soland.) R. Br.	+	—	+	—	—
Puccinellia wrightii (Scribn. et Merr.) Tzvel.	+	—	—	+	—
Festuca altaica Trin.	+	+	+	+	+
F. auriculata Drob.	+	+	+	+	—
F. baffinensis Polun.	+	—	—	+	—
F. brachyphylla Schult. et Schult. fil.	+	+	+	+	+
F. brevissima Jurtz.	+	+	—	—	—
F. cryophila V. Krecz. et Bobr.	+	—	+	—	—
F. hyperborea Holmen	+	+	+	—	+
F. rubra L.	+	+	—	+	+

Продолжение

Вид	Конкретные флоры				
	ручей Проходной	ручей Ягодный	гора Дуга	р. Люпвеем	р. Янрамкываам
Bromus arcticus Shear	—	+	+	—	—
B. pumpellianus Scribn.	+	+	+	+	+
Roegneria borealis (Turcz.) Nevski	+	+	—	+	+
R. confusa (Roshev.) Nevski	—	—	—	—	+
R. jacutensis (Drob.) Nevski	—	—	+	—	—
R. kronokensis (Kom.) Tzvel.	+	—	+	—	—
R. macroura (Turcz.) Nevski	—	+	+	+	—
R. nepliana V. Vassil.	—	+	—	—	—
R. scandica Nevski	+	—	+	+	—
R. villosa V. Vassil.	+	—	+	—	—
Leymus interior (Hult.) Tzvel.	+	+	+	+	+
Eriophorum callitrix Cham. ex C. A. Mey.	+	+	+	+	+
E. medium Anderss.	+	—	—	+	—
E. polystachion L.	+	+	+	+	+
E. russeolum Fries.	+	+	+	—	+
E. scheuchzeri Hoppe	+	+	+	+	+
E. triste (Th. Fries) Hadač et A. Löve	+	+	+	+	+
E. vaginatum L.	+	+	+	+	+
Kobresia myosuroides (Vill.) Fiori et Paol.	+	+	+	+	+
K. sibirica Turcz. ex Ledeb.	—	—	—	+	—
K. simpliciuscula (Wahlenb.) Mackenz.	+	—	+	+	+
Carex aquatilis Wahlenb.	—	—	—	+	—
C. atrofusca Schkuhr	+	—	+	+	+
C. capitata L.	—	—	—	+	—
C. chordorrhiza Ehrh.	—	—	+	+	—
C. eleusinoides Turcz. ex Kunth	+	+	+	+	+
C. fuscidula V. Krecz. ex Egor.	+	+	+	+	+
C. glacialis Mackenz.	+	—	+	+	+
C. gynocrates Wormsk.	+	—	—	+	+
C. holostoma Drej.	—	—	+	+	+
C. krausei Boeck.	—	—	—	+	—
C. lugens H. T. Holm	+	+	+	+	+
C. macrogyna Turcz. ex Steud.	+	—	—	+	+
C. marina Dew.	+	—	—	—	—
C. maritima Gunn.	—	—	+	—	—
C. melanocarpa Cham. ex Trautv.	+	—	+	+	+
C. membranacea Hook.	+	—	—	+	+
C. misandra R. Br.	+	+	+	+	+
C. norvegica Retz.	—	—	—	+	—
C. obtusata Liljebl.	+	+	+	+	—
C. pediformis C. A. Mey.	+	—	+	+	—
C. podocarpa R. Br.	+	+	+	+	+
C. rariflora (Wahlenb.) Smith	+	—	+	+	+
C. rotundata Wahlenb.	+	+	+	+	+
C. rupestris Bell. ex All.	+	+	+	+	+
C. saxatilis L. ssp. *laxa* (Trautv.) Kalela	+	+	+	+	+
C. scirpoidea Michx.	+	—	+	+	+
C. stans Drej.	+	+	+	+	+
C. supina Wahlenb. ssp. *spaniocarpa* (Steud.) Hult.	—	—	—	+	+
C. tenuiflora Wahlenb.	—	—	+	—	—
C. trautvetterana Kom.	—	—	—	+	—
C. tripartita All.	+	+	+	+	+
C. vaginata Tausch	+	+	+	+	+
C. williamsii Britt.	+	—	+	+	+
Juncus arcticus Willd.	—	—	—	+	+
J. biglumis L.	+	+	+	+	+
J. castaneus Smith	+	+	+	+	+
J. leucochlamys Zing. ex V. Krecz. var. *borealis* Tolm.	—	—	+	+	—
J. triglumis L.	—	—	+	+	—
Luzula confusa Lindeb.	+	+	+	+	+
L. multiflora (Retz.) Lej. ssp. *kjellmaniana* (Miyabe et Kudo) Tolm.	+	+	+	+	+
L. multiflora ssp. *sibirica* V. Krecz.	+	+	+	+	+
L. nivalis (Laest.) Spreng.	+	+	+	+	+

Вид	Конкретные флоры				
	ручей Проходной	ручей Ягодный	гора Дуга	р. Люпвеем	р. Янрамкываам
Luzula rufescens Fisch. ex E. Mey.	—	+	+	+	—
L. tundricola Gorodk. ex V. Vassil.	+	—	+	—	+
L. wahlenbergii Rupr.	+	+	—	+	—
Tofieldia coccinea Richards.	+	—	+	+	+
T. pusilla (Michx.) Pers.	—	—	—	+	+
Veratrum oxysepalum Turcz.	+	+	+	+	+
Allium schoenoprasum L.	—	—	+	+	+
A. strictum Schrad.	—	—	+	+	+
Lloydia serotina (L.) Reichenb.	+	+	+	—	+
Chosenia arbutifolia (Pall.) A. Skvorts.	—	—	—	+	+
Salix alaxensis Cov.	—	+	+	+	+
S. anadyrensis Flod.	—	+	—	+	+
S. arctica Pall.	+	—	+	+	—
S. boganidensis Trautv.	—	+	+	+	+
S. brachycarpa Nutt. ssp. *niphoclada* (Rydb.) Argus	+	+	+	—	—
S. fuscescens Anderss.	+	+	+	+	+
S. glauca L.	+	+	+	+	+
S. hastata L.	+	+	+	+	+
S. krylovii E. Wolf	+	+	+	+	+
S. lanata L. ssp. *richardsonii* (Hook.) A. Skvorts.	+	—	—	+	+
S. myrtilloides L.	—	+	—	—	—
S. phlebophylla Anderss.	+	+	+	+	+
S. polaris Wahlenb.	+	+	+	+	+
S. pulchra Cham.	+	+	+	+	+
S. recurvigemmis A. Skvorts.	+	+	+	+	+
S. reticulata L.	+	+	+	+	+
S. saxatilis Turcz. ex Ledeb.	+	+	+	+	+
S. schwerinii E. Wolf	+	—	—	+	+
S. sphenophylla A. Skvorts.	+	+	+	—	+
S. tschuktschorum A. Skvorts.	+	+	+	+	+
Betula exilis Sukacz.	+	+	+	+	+
B. exilis×*B. middendorffii*	—	—	—	+	—
B. extremiorientalis Kuzen. et V. Vassil.	—	—	—	+	+
B. middendorffii Trautv. et C. A. Mey.	—	—	—	—	+
Alnus fruticosa Rupr.	—	—	—	+	+
Oxyria digyna (L.) Hill	+	+	+	+	+
Rumex acetosa L. ssp. *pseudoxyria* Tolm.	+	+	—	—	—
R. arcticus Trautv.	+	+	—	—	—
R. graminifolius Lamb. s. str.	—	+	+	+	+
R. graminifolius var. *subspathulatus* (Trautv.) Tolm.	—	—	—	—	+
Polygonum bistorta L. ssp. *ellipticum* (Willd. ex Spreng.) Petrovsky	+	+	+	+	+
P. humifusum Merk ex C. Koch	—	—	—	—	+
P. laxmannii Lepech.	+	—	—	—	—
P. tripterocarpum A. Gray.	+	+	+	+	+
P. viviparum L.	+	+	+	+	+
Koenigia islandica L.	—	+	—	—	+
Claytonia acutifolia Pall. ex Schult.	+	+	+	+	+
C. tuberosa Pall. ex Schult. s. str.	+	—	—	—	—
C. tuberosa var. *czukczorum* (Volkova) Hult.	+	—	—	—	—
Stellaria ciliatosepala Trautv.	+	+	+	+	+
S. crassifolia Ehrh.	—	—	+	—	—
S. dahurica Willd. ex Schlecht.	+	—	—	+	—
S. fischerana Ser.	+	+	+	+	+
S. monantha Hult.	—	—	+	+	+
S. peduncularis Bunge	+	+	+	—	—
S. umbellata Turcz. ex Kar. et Kir.	+	+	—	—	—
Cerastium arvense L.	—	—	—	+	—
C. beeringianum Cham. et Schlecht. s. str.	+	+	+	+	+
C. jenisejense Hult.	—	—	—	+	—
C. maximum L.	+	—	—	—	+
Sagina intermedia Fenzl	+	—	—	—	+
Minuartia biflora (L.) Schinz et Thell.	+	+	+	+	+

Вид	Конкретные флоры				
	ручей Проходной	ручей Ягодный	гора Дуга	р. Люпвеем	р. Янрамкываам
Minuartia macrocarpa (Pursh) Ostenf.	+	+	+	+	+
M. obtusiloba (Rydb.) Hause	+	+	+	+	+
M. rubella (Wahlenb.) Hiern	+	+	+	+	+
M. stricta (Sw.) Hiern	+	—	+	+	—
Arenaria capillaris Poir.	+	+	+	+	+
A. tschuktschorum Regel	+	+	+	+	+
Wilhelmsia physodes (Ser.) McNeil	—	—	—	+	+
Silene acaulis (L.) Jacq.	+	—	—	—	—
S. repens Patrin	+	+	+	+	+
S. stenophylla Ledeb.	+	+	+	+	+
Gastrolychnis angustiflora Rupr. ssp. *tenella* (Tolm.) Tolm. et Kozhan.	—	—	—	+	—
G. affinis (J. Vahl ex Fries) Tolm. et Kozhan.	+	+	+	+	+
G. apetala (L.) Tolm. et Kozhan.	+	+	+	+	+
Dianthus repens Willd.	+	+	+	+	+
Lychnis sibirica L. ssp. *samojedorum* Sambuk	—	—	—	+	—
Caltha arctica R. Br.	+	+	+	+	+
Delphinium chamissonis G. Pritz. ex Walp.	+	—	+	+	+
D. middendorffii Trautv.	+	—	+	—	—
Aconitum productum Reichenb.	+	+	+	+	+
Anemone richardsonii Hook.	+	+	—	+	+
A. sibirica L.	+	+	+	+	+
Pulsatilla davurica (Fisch. ex DC.) Spreng.	—	—	—	+	+
P. nuttaliana (DC.) Bercht. et J. Presl ssp. *multifida* (G. Pritz.) Aich. et Schwegl.	+	+	+	+	+
Oxygraphis glacialis (Fisch.) Bunge	+	—	—	—	—
Beckwithia chamissonis (Schlecht.) Tolm.	+	—	—	+	—
Ranunculus affinis R. Br.	+	+	+	+	+
R. gmelinii DC.	+	+	+	+	+
R. grayi Britt.	+	+	+	—	—
R. hyperboreus Rottb. s. str.	—	+	—	—	+
R. hyperboreus ssp. *arnellii* Scheutz	—	—	+	—	—
R. lapponicus L.	—	—	—	+	—
R. nivalis L.	+	+	+	+	+
R. pygmaeus Wahlenb.	+	+	+	—	—
R. punctatus Jurtz.	+	—	—	+	—
R. reptans L.	—	+	+	—	+
R. sulphureus C. J. Phipps	+	+	+	+	+
R. turneri Greene s. str.	+	+	—	+	—
R. turneri ssp. *jacuticus* (Ovcz.) Tolm.	—	—	+	—	—
Thalictrum alpinum L.	+	+	+	+	+
Papaver anjuicum Tolm.	+	+	+	+	+
P. lapponicum (Tolm.) Nordh. ssp. *orientale* Tolm.	+	—	+	—	—
P. microcarpum DC. ssp. *czekanowskii* (Tolm.) Tolm.	—	—	+	+	—
P. nivale Tolm.	+	—	—	—	—
P. paucistaminum Tolm. et Petrovsky	+	+	+	+	+
Corydalis arctica M. Pop.	+	—	+	+	—
Eutrema edwardsii R. Br.	+	+	+	+	+
Braya humilis (C. A. Mey.) Robins.	+	—	—	+	+
B. purpurascens (R. Br.) Bunge	+	—	—	+	+
Descurainia sophioides (Fisch. ex Hook.) O. E. Schulz	+	+	+	+	—
Erysimum hieracifolium L. s. l.	—	—	+	—	+
E. pallasii (Pursh) Fern.	+	+	+	+	+
Rorippa palustris (L.) Bess.	—	—	—	—	+
Cardamine bellidifolia L.	+	+	+	+	+
C. hyperborea O. E. Schulz	+	+	+	+	+
C. pratensis L. ssp. *angustifolia* (Hook.) O. E. Schulz	+	+	+	+	+
Arabis umbrosa Turcz.	+	+	+	+	+
Parrya nudicaulis (L.) Regel	+	+	+	+	+
Ermania parryoides (Cham.) Botsch.	+	+	+	—	+
Draba alpina L.	+	—	—	+	—
D. arctica J. Vahl	+	—	—	+	—

Вид	Конкретные флоры				
	ручей Проходной	ручей Ягодный	гора Дуга	р. Люпвеем	р. Янрамкываам
Draba barbata Pohle	—	—	—	+	—
D. chamissonis G. Don	—	—	+	+	—
D. cinerea Adams	+	—	+	+	+
D. crassifolia Grah.	+	—	—	—	—
D. fladnizensis Wulf.	+	+	+	+	—
D. hirta L. s. l.	+	+	+	+	+
D. juvenilis Kom.	+	+	—	—	+
D. lonchocarpa Rydb.	+	+	—	—	—
D. macrocarpa Adams	—	—	—	+	—
D. nivalis Liljebl.	+	+	+	+	+
D. pauciflora R. Br.	+	—	+	+	—
D. parvisiliquosa Tolm.	+	+	+	—	—
D. pilosa DC.	+	+	—	+	+
D. pseudopilosa Pohle	+	+	+	+	—
D. subcapitata Simm.	+	—	—	+	—
D. stenopetala Trautv.	+	+	—	—	—
Rhodiola atropurpurea (Turcz.) Trautv. et C. A. Mey.	+	+	—	—	—
Rh. rosea L. s. l.	—	—	+	+	—
Saxifraga cespitosa L.	—	—	—	+	—
S. calycina Sternb. s. str.	—	—	—	+	—
S. cernua L.	+	+	+	+	+
S. eschscholtzii Sternb.	+	—	+	+	—
S. foliolosa R. Br.	+	+	+	+	+
S. funstonii (Small) Fedde	+	+	+	+	+
S. grandipetala (Engl. et Irmsch.) Losinsk.	—	—	—	+	—
S. hieracifolia Waldst. et Kit.	+	+	+	+	+
S. hirculus L.	+	+	+	+	+
S. hyperborea R. Br.	+	+	+	—	+
S. nelsoniana D. Don	+	+	+	+	+
S. nivalis L.	+	+	+	+	+
S. oppositifolia L.	+	—	—	+	+
S. porsildiana (Calder et Savile) Jurtz. et Petrovsky	+	+	+	—	+
S. punctata L. (=*S. redowskiana* Sternb.)	—	—	—	—	+
S. radiata Small (=*S. exilis* Steph. ex Sternb. non Pall.)	—	—	—	+	—
S. serpyllifolia Pursh	+	+	—	—	—
S. setigera Pursh	+	—	—	—	—
S. tenuis (Wahlenb.) H. Smith	+	+	—	—	—
Chrysosplenium alternifolium L. s. l.	+	+	+	—	—
Ch. tetrandrum (Lund) Th. Fries	—	—	—	—	+
Ch. wrightii Franch. et Savat.	+	+	—	—	—
Parnassia kotzebuei Cham. et Schlecht.	+	+	+	+	—
P. palustris L.	+	—	—	+	+
Ribes triste Pall.	—	—	—	+	+
Spiraea stevenii (Schneid.) Rydb.	+	+	—	+	+
Rubus arcticus L.	+	+	—	+	+
R. chamaemorus L.	+	+	+	+	+
Comarum palustre L.	+	+	+	+	+
Potentilla anachoretica Soják	+	—	+	+	—
P. anachoretica×*P. arenosa*	—	—	+	—	—
P. anjuica Petrovsky	—	+	—	—	—
P. arenosa (Turcz.) Juz.	—	+	+	+	+
P. chamissonis Hult.	—	—	—	+	—
P. crebridens Juz. s. l.	+	+	+	+	+
P. elegans Cham. et Schlecht.	+	+	+	—	+
P. gelida C. A. Mey. s. l.	+	+	—	—	—
P. hyparctica Malte	+	+	+	—	—
P. nivea L.	+	—	—	+	—
P. rubricaulis Lehm. s. l.	—	—	+	—	—
P. stipularis L.	+	+	+	+	+
P. tschukotica Jurtz. et Petrovsky	+	+	—	—	—
P. uniflora Ledeb.	+	+	+	+	+
P. vahliana Lehm.	—	—	—	+	—
Potentilla sp. (aff. *P. crantzii* (Crantz) G. Beck ex Fritsch)	—	—	—	+	—

Вид	Конкретные флоры				
	ручей Проходной	ручей Ягодный	гора Дуга	р. Люпвеем	р. Янрамкываам
Novosieversia glacialis (Adams) F. Bolle	+	+	+	+	+
Acomastylis rossii (R. Br.) Greene	+	+	+	+	+
Dryas grandis Juz.	—	—	—	+	+
D. crenulata Juz.	—	—	—	+	—
D. incisa Juz. var. *incisa*	+	—	+	+	+
D. incisa var. *cana* Jurtz.	+	—	—	—	—
D. incisa×*D. punctata*	+	—	—	+	+
D. octopetata L. s. l.	—	—	+	—	—
D. punctata Juz.	+	+	+	+	+
Sanguisorba officinalis L.	+	+	+	+	+
Rosa acicularis Lindl.	+	+	+	+	+
Astragalus alpinus L.	+	+	+	+	+
A. frigidus (L.) A. Gray	+	+	+	+	+
A. kolymensis Jurtz.	+	+	—	+	+
A. schelichowii Turcz.	—	—	+	—	+
A. tugarinovii Basil.	+	+	+	—	—
A. umbellatus Bunge	+	+	+	+	—
Oxytropis anjuica Jurtz.	—	+	—	—	—
O. leucantha (Pall.) Bunge	—	—	—	+	—
O. maydelliana Trautv.	+	—	—	+	+
O. mertensiana Turcz.	+	—	+	+	+
O. middendorffii Trautv. s. str.	+	+	+	—	—
O. middendorffii ssp. *anadyrensis* (Vass.) Jurtz.	—	—	—	+	—
O. ochotensis Bunge	+	+	+	+	—
O. semiglobosa Jurtz.	+	—	—	+	+
O. czukotica Jurtz.	+	+	+	+	+
O. vassilczenkoi Jurtz.	+	+	+	+	+
O. vassilczenkoi ssp. *substepposa* Jurtz.	—	+	—	—	+
Hedysarum dasycarpum Turcz.	+	—	—	+	+
H. hedysaroides (L.) Schinz et Thell. s. l.	+	+	+	+	+
Callitriche palustris L.	—	—	—	—	+
Empetrum subholarcticum V. Vassil.	+	+	+	+	+
Viola epipsiloides A. Löve et D. Löve	+	+	+	+	+
Epilobium arcticum Sam.	+	—	+	—	—
E. palustre L.	—	+	—	—	—
Chamerion angustifolium (L.) Holub	+	+	—	+	+
Ch. latifolium (L.) Holub	+	+	+	+	+
Hippuris vulgaris L.	+	+	+	+	+
Cnidium cnidiifolium (Turcz.) Schischk.	+	—	+	+	+
Pachypleurum alpinum Ledeb.	—	+	+	—	—
Phlojodicarpus villosus (Turcz. ex Fisch. et C. A. Mey.) Ledeb.	+	+	+	+	—
Pyrola grandiflora Radius	+	+	+	+	+
Orthilia obtusata (Turcz.) Jurtz.	+	+	+	+	+
Ledum decumbens (Ait.) Lodd. ex Steud.	+	+	+	+	+
Rhododendron parvifolium Adams	—	+	+	+	—
Cassiope tetragona (L.) D. Don	+	+	+	+	+
Andromeda polifolia L.	+	—	—	+	+
Chamaedaphne calyculata (L.) Moench	—	—	—	+	—
Arctous alpina (L.) Niedenzu	+	+	+	+	+
A. erythrocarpa Small	+	—	+	+	+
Vaccinium vitis-idaea L. ssp. *minus* (Lodd.) Hult.	+	+	+	+	+
V. uliginosum L. ssp. *microphyllum* Lange	+	+	+	+	+
Diapensia obovata (Fr. Schmidt) Nakai	—	—	—	+	+
Primula borealis Duby	—	—	—	+	—
Androsace chamaejasme Wulf. ssp. *arctisibirica* Korobkov	+	+	+	+	+
A. ochotensis Willd. ex Roem. et Schult.	+	+	+	+	+
A. septentrionalis L.	+	+	+	+	+
Armeria arctica (Cham.) Wallr.	—	—	—	+	+
Gentiana algida Pall.	+	+	+	+	+
G. barbata Froel.	—	—	—	+	+
G. glauca Pall.	+	+	+	+	+
G. tenella Rottb.	+	—	+	+	—
Polemonium acutiflorum Willd. ex Roem. et Schult.	+	+	+	+	+

Вид	Конкретные флоры				
	ручей Проходной	ручей Ягодный	гора Дуга	р. Люпвеем	р. Янрамкываам
P. boreale Adams	+	+	+	+	+
Phlox sibirica L.	—	—	+	—	—
Myosotis asiatica (Vestergr.) Schischk. et Serg.	+	+	+	+	+
Eritrichium sericeum (Lehm.) A. DC. s. str.	—	—	—	+	—
E. tschuktschorum Jurtz. et Petrovsky	+	+	+	+	—
E. villosum (Ledeb.) Bunge	+	+	+	+	—
Dracocephalum palmatum Steph.	+	+	+	+	+
Thymus oxyodontus Klok.	—	—	+	+	+
Lagotis minor (Willd.) Standl.	+	+	+	+	+
Pedicularis adamsii Hult.	+	+	+	+	+
P. amoena Adams ex Stev.	+	+	+	+	+
P. capitata Adams	+	—	—	—	—
P. labradorica Wirsing	—	+	—	+	+
P. langsdorffii Fisch. ex Stev.	+	+	+	+	—
P. lapponica L.	+	+	+	+	+
P. oederi Vahl	+	+	+	+	+
P. sceptrum-carolinum L.	—	—	—	+	+
P. sudetica Willd. ssp. *albolabiata* Hult.	+	+	+	+	—
P. sudetica ssp. *gymnostachya* (Trautv.) Jurtz. et Petrovsky	—	—	+	—	+
P. sudetica ssp. *interioroides* Hult.	+	+	—	—	—
P. verticillata L.	—	+	+	+	+
Pinguicula villosa L.	—	—	—	+	—
Utricularia intermedia Hayne	—	—	+	—	—
Galium boreale L.	+	+	—	+	+
G. trifidum L.	—	—	—	—	+
G. verum L.	+	—	+	—	+
Linnaea borealis L.	—	—	—	+	+
Adoxa moschatellina L.	+	—	—	—	+
Valeriana capitata Pall. ex Link	+	+	+	+	+
Campanula uniflora L.	+	—	—	—	+
Aster alpinus L.	+	—	+	+	+
Erigeron eriocephalus J. Vahl	+	+	+	+	—
E. humilis J. Grah.	+	+	+	+	+
E. komarovii Botsch.	+	+	—	+	—
E. politus Fries (=*E. elongatus* Ledeb.)	—	—	—	—	+
Antennaria friesiana (Trautv.) Ekman	+	+	+	+	+
Leontopodium kurilense Takeda s. l.	—	—	—	+	+
Tanacetum boreale Fisch. ex DC.	—	—	—	—	+
Artemisia arctica Less. ssp. *ehrendorferi* Korobkov	+	+	+	+	+
A. borealis Pall.	+	+	+	+	+
A. glomerata Ledeb.	+	—	+	+	+
A. furcata Bieb.	+	+	+	+	+
A. kruhsiana Bess.	+	+	+	+	+
A. leucophylla (Bess.) Turcz. ex Clarke	—	+	+	—	+
A. tilesii Ledeb.	+	+	+	+	+
Nardosmia frigida (L.) Hook.	+	+	+	+	+
N. glacialis Ledeb.	+	+	+	+	+
N. gmelinii Turcz. ex DC.	+	+	+	+	+
Arnica frigida C. A. Mey. ex Iljin	+	+	+	+	+
A. iljinii (Maguire) Iljin	+	+	+	+	+
Senecio atropurpureus (Ledeb.) B. Fedtsch.	+	+	+	+	+
S. congestus (R. Br.) DC.	—	+	—	+	+
S. frigidus (Richards.) Less.	+	+	+	+	—
S. integrifolius (L.) Clairv. s. l.	+	—	+	—	—
S. resedifolius Less.	+	+	+	+	+
S. tundricola Tolm.	+	+	+	+	+
Saussurea schanginiana (Wydl.) Fisch. ex Herd.	—	—	+	+	—
S. tilesii (Ledeb.) Ledeb.	+	+	+	+	+
Taraxacum alascanum Rydb.	+	+	+	—	+
T. albescens Dahlst.	+	+	—	—	—
T. arcticum (Trautv.) Dahlst.	+	+	+	+	—
T. ceratophorum (Ledeb.) DC. s. l.	+	+	+	+	+
T. hyparcticum Dahlst.	—	—	—	+	—

Вид	Конкретные флоры				
	ручей Проходной	ручей Ягодный	гора Дуга	р. Люпвеем	р. Янрамкываам
T. sibiricum Dahlst.	+	+	+	+	—
Crepis chrysantha (Ledeb.) Turcz.	+	+	+	—	+
C. nana Richards.	+	+	+	+	+

Примечание. «+» — вид присутствует, «—» — отсутствует.

нагорья). Именно эти таксоны в первую очередь определяют своеобразие флористического комплекса, населяющего ЛГМ. Следовательно, даже 90%-е выявление флоры в данном случае не может считаться удовлетворительным для целей сравнительной флористики.

Инвентаризация четырех КФ выявляет от 94 до 99% флоры восточной части ЛГМ. Тем не менее при 95% выявленности флоры (если не изучена КФ «р. Люпвеем») остаются неучтенными 27 редких видов, присутствие которых придает флоре ЛГМ неповторимый характер. В числе их — уже упоминавшиеся *Kobresia sibirica*, *Carex krausei*, *C. trautvetterana*, *Draba macrocarpa*, *Potentilla vahliana*, а также *Saxifraga cespitosa*, *Potentilla chamissonis*, *Primula borealis*, *Taraxacum hyparcticum* и др. Даже при 99% изученности флоры (если не изучена КФ «руч. Ягодный», включающая всего 4 вида, не отмеченных в остальных КФ массива) не попадает в поле зрения эндемичный, нигде более в нагорье не встреченный вид *Potentilla anjuica*, наглядно характеризующий степень самобытности флоры ЛГМ. Таким образом, даже очень высокая степень выявленности флоры (95—99%) может оказаться недостаточной, если в изучаемом районе остаются неисследованные территории. Как правило, в таких случаях остаются необнаруженными редкие и в то же время очень характерные виды, определяющие ряд основных качественных отличий данной региональной флоры.

Очевидно, в условиях среднегорного рельефа оптимальным вариантом инвентаризации флоры района является обследование каждых 300 км² территории, т. е. практически вся территория должна быть охвачена сетью КФ. По-видимому, достаточно хорошие результаты может дать и обследование одной КФ на площади 500 км², но в таком случае возрастает риск пропустить редкие и в то же время наиболее специфичные виды, очень ценные и интересные с точки зрения истории флоры района и важные для разработки типологических аспектов изучения флоры. Вполне вероятно, что исследование флоры среднегорных территорий в других районах тундровой зоны выявит аналогичную ситуацию при использовании метода КФ.

Флора восточной части ЛГМ, насчитывающая 434 вида, составляет почти 75% всей флоры тундровой части Анюйского нагорья. Можно предположить, что флора всего ЛГМ насчитывает не более 500 видов. Таким образом, нам известно не менее 85% видов, населяющих ЛГМ. Флористическая ситуация, выявленная в восточной части массива, заставляет предполагать, что в числе видов, произрастающих в западной части, но не встреченных на изученной территории ЛГМ, основную массу составляют виды с ограниченным распространением или со специфической экологией, и среди них вполне возможны уникальные для Анюйского нагорья и даже эндемичные формы.

Одновременно данные инвентаризации пяти КФ позволяют сделать определенное заключение о флоре всего ЛГМ. Сравнение географических спектров и систематической структуры пяти КФ и флоры восточной части ЛГМ в целом выявляет достаточно большое их сходство (табл. 1 и 2). Правда, сразу же выясняется, что процентные показатели для каждой отдельной КФ лишь в общих чертах отражают характер систематической структуры и соотношение географических элементов во флоре всего восточного района ЛГМ. Это еще

ТАБЛИЦА 1

Соотношение географических элементов в конкретных флорах Люпвеемского горного массива (ЛГМ)

Долготные и широтные географические группы	Ручей Проходной		Ручей Ягодный		Гора Дуга		Р. Люпвеем		Р. Янрамкываам		ЛГМ		Тундровая часть Анюйского нагорья,* %	Чукотская провинция,** %
	число видов	%	число видов	%	число видов	%	число видов	%	число видов	%	число видов	%		
Циркумполярная	99	32.0	85	32.6	96	33.3	106	32.9	97	33.6	140	32.3	29.2	21.1
Восточносибирская	27	8.7	21	8.0	28	9.7	36	11.2	35	12.1	50	11.6	11.3	9.9
Восточносибирско-западноамериканская	29	9.4	26	10.0	29	10.1	30	9.3	26	9.0	40	9.2	8.1	6.5
Чукотско-западноамериканская	26	8.4	23	8.8	18	6.2	19	5.9	15	5.2	31	7.2	6.7	14.7
Евразийско-западноамериканская	19	6.2	20	7.7	21	7.3	22	6.8	20	6.9	28	6.5	5.0	3.6
Чукотская	19	6.2	18	6.9	15	5.2	17	5.3	13	4.5	24	5.5	7.9	14.0
Сибирско-американская	20	6.5	19	7.3	20	6.9	21	6.5	18	6.2	24	5.5	4.6	3.2
Сибирско-западноамериканская	20	6.5	18	6.9	19	6.6	20	6.2	17	5.9	22	5.1	5.0	3.1
Восточносибирско-американская	13	4.2	6	2.3	7	2.4	16	5.0	14	4.8	20	4.6	4.4	3.4
Сибирская	13	4.2	8	3.0	10	3.5	10	3.1	10	3.5	17	3.9	3.9	3.2
Евразиатская	10	3.2	10	3.8	12	4.2	9	2.8	9	3.1	14	3.2	6.0	4.3
Чукотско-американо-европейская	7	2.3	4	1.5	8	2.8	7	2.2	10	3.5	12	2.8	3.6	4.2
Чукотско-американская	6	1.9	3	1.2	4	1.4	9	2.8	4	1.4	9	2.1	3.1	5.1
Амфиокеаническая	1	0.3	—	—	1	0.4	—	—	1	0.4	2	0.5	1.2	3.7
Всего .	309	100.0	261	100.0	288	100.0	322	100.0	289	100.0	433	100.0	100.0	100.0
Арктическая	31	10.0	21	8.0	22	7.6	28	8.7	13	4.5	47	10.9	15.1	21.3
Арктоальпийская	153	49.6	120	46.0	128	44.4	127	39.4	115	39.8	170	39.3	33.4	28.8
Гипоарктическая	34	11.0	34	13.0	31	10.8	40	12.4	38	13.1	52	12.0	12.5	13.7
Гипоаркто-монтанная	44	14.2	42	16.1	51	17.7	58	18.0	49	17.0	65	15.0	12.5	10.1
Аркто-бореальная	43	13.9	38	14.6	46	16.0	52	16.2	53	18.3	65	15.0	14.1	11.9
Бореальная	4	1.3	6	2.3	10	3.5	17	5.3	21	7.3	34	7.8	12.4	14.2
Всего	309	100.0	261	100.0	288	100.0	322	100.0	289	100.0	433	100.0	100.0	100.0

* Всего во флоре 583 вида. ** Всего во флоре 910 видов,

ТАБЛИЦА 2

Соотношение видов в крупнейших семействах и родах в конкретных флорах Люпвеемского горного массива (в процентах)

Семейство и род	Ручей Проходной	Ручей Ягодный	Гора Дуга	Р. Люпвеем	Р. Янрамкываам	ЛГМ в целом	Тундровая часть Анюйского нагорья	Чукотская провинция
Gramineae	12.3	14.6	12.5	9.6	11.4	12.5	13.6	13.6
Cyperaceae	10.4	7.3	10.8	12.1	10.0	9.9	9.4	8.2
Compositae	9.4	10.7	10.1	9.0	9.3	8.5	8.8	8.8
Cruciferae	8.4	6.9	6.2	7.1	5.9	7.2	7.6	7.1
Caryophyllaceae	6.8	6.1	6.2	6.8	6.2	6.2	6.7	6.2
Rosaceae	6.8	7.3	5.9	6.8	5.9	6.7	6.5	6.7
Ranunculaceae	5.8	5.7	5.6	5.0	4.8	5.5	5.5	4.8
Salicaceae	4.9	6.5	5.6	5.3	6.2	4.8	4.6	4.4
Saxifragaceae	5.2	5.0	3.8	4.0	4.5	5.8	3.9	4.2
Leguminosae	4.9	4.2	4.2	4.3	3.8	3.9	3.9	4.9
Всего в 10 семействах . .	74.9	74.3	71.0	70.0	68.0	71.0	70.5	68.9
Carex	7.4	4.6	8.0	9.3	7.6	7.6	7.2	6.4
Salix	5.2	6.5	5.6	5.3	5.9	4.6	4.3	3.8
Saxifraga	4.5	4.2	3.5	4.0	3.8	4.4	3.4	3.2
Draba	4.9	3.4	2.8	4.0	1.7	4.1	3.9	3.0
Potentilla	2.9	3.4	3.1	2.5	1.7	3.7	3.3	2.9
Ranunculus	2.6	3.4	2.8	2.2	2.1	3.0	2.9	2.0
Pedicularis	2.3	3.4	2.8	2.8	2.8	2.8	2.4	2.1
Poa	3.2	3.8	2.8	2.2	2.8	2.5	2.4	3.1
Oxytropis	2.3	2.3	1.7	2.5	2.1	2.5	2.0	2.7
Papaver	1.3	0.8	1.4	0.9	0.7	1.2	1.2	2.0
Stellaria	1.6	1.5	1.7	1.2	1.0	1.6	1.9	1.2
Всего в 11 родах	38.2	37.3	36.2	36.9	32.2	38.0	34.9	32.4

раз свидетельствует о необходимости привлечения максимально полных данных для сравнения флор среднегорных территорий.

При сравнении флоры восточной части ЛГМ с флорой всего Анюйского нагорья обнаруживается, что в пределах массива встречаются чрезвычайно редкие для нагорья виды. Кроме перечисленных выше 12 видов, отмеченных во флорах р. Люпвеем и ручья Проходной, сюда относятся также *Cryptogramma stelleri*, *Claytonia tuberosa*, *Cerastium arvense*, *Rumex graminifolius*, *Papaver nivale*, *Draba alpina*, *D. arctica*, *D. chamissonis*, *D. subcapitata*, *Saxifraga setigera*, *Potentilla tschukotica*, *Oxytropis semiglobosa*, *Hedysarum dasycarpum*, *Gentiana barbata*, *Phlox sibirica*, *Eritrichium sericeum*, *Campanula uniflora*, *Leontopodium kurilense*, *Saussurea schanginiana* и др. Только в пределах ЛГМ найден эндемичный вид *Potentilla anjuica*. Все это свидетельствует об определенном своеобразии флоры массива по сравнению с флорами других тундровых территорий Анюйского нагорья. Нам представляется, что основными факторами, обусловившими это своеобразие, являются следующие:

1. ЛГМ расположен в непосредственной близости к территориям, составлявшим в недавнем прошлом обширную шельфовую сушу, где широко были распространены многие арктические виды, в том числе такие, как *Puccinellia wrightii*, *Festuca baffinensis*, *Draba arctica*, *D. barbata*, *D. macrocarpa*, *D. subcapitata*, *Saxifraga cespitosa*, *Potentilla chamissonis*, *P. rubricaulis*, *P. vahliana*, *Primula borealis*, *Campanula uniflora*, *Taraxacum hyparcticum*.

Низкогорные гряды, примыкающие к ЛГМ с севера, не затрудняли миграции арктических видов в более южные районы, где впоследствии эти виды сохранились лишь в отдельных рефугиумах.

2. Наличие в ЛГМ многочисленных гряд и вершин с высотами более 1000 м

над ур. м. способствовало проникновению, а впоследствии и сохранению серии горных видов, в числе которых *Carex trautvetterana*, *Silene acaulis*, *Papaver nivale*, *Draba alpina*, *D. crassifolia*, *Saxifraga setigera*, *Potentilla tschukotica*, *Oxytropis semiglobosa*, *Leontopodium kurilense*, *Saussurea schanginiana* и др.

3. Значительные площади в ЛГМ занимают выходы известьсодержащих палеозойских пород, на которых отмечается специфический комплекс видов-кальцефилов; среди них прежде всего следует отметить *Kobresia sibirica*, *Carex krausei*, *C. macrogyna*, *C. membranacea*, *Braya humilis*, *B. purpurascens*, *Saxifraga oppositifolia*, *Hedysarum dasycarpum*, *Arctous erythrocarpa* и др.

Не исключено, что обследование западной части ЛГМ выявит дополнительные черты своеобразия во флоре массива.

Флористические исследования в Анюйском нагорье показывают, что наиболее высокие горные поднятия, разделенные низкогорьями, часто имеют во флорах характерные виды, отсутствующие в близлежащих районах с аналогичным рельефом (Заславская, 1982). Такие различия обусловлены прежде всего факторами исторического прошлого: новейшим орогенезом, флуктуациями климата и синхронными им миграциями растений и т. п.

Естественно, что обнаружение подобных редких видов возможно лишь при тщательном обследовании территории. Опыт изучения флоры Анюйского нагорья показывает, что специфические черты флоры того или иного горного района (массива, хребта и т. п.) могут быть более или менее полно выявлены лишь на основе достаточно детальных данных о КФ исследуемой территории. Без таких данных сопоставление флор небольших горных районов оказывается довольно поверхностным, уменьшается возможность прогнозирования новых местонахождений редких видов, снижается ценность флористической информации для палеогеографических реконструкций.

Вместе с тем проведенные в Анюйском нагорье флористические исследования показывают широкие возможности применения метода КФ в горных районах: от отдельных рекогносцировочных инвентаризаций до изучения флор обширных территорий посредством обследования серии КФ.

ЛИТЕРАТУРА

Заславская Т. М. (1982). Изучение флоры Анюйского нагорья. Бот. ж., 67, 2. — Толмачев А. И. (1932—1935). Флора центральной части Восточного Таймыра. Тр. Полярной комиссии АН СССР, 9, 13, 25. — Толмачев А. И. (1974). Введение в географию растений. Л., Изд. ЛГУ.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград

Получено 6 V 1981.

УДК 581.9 : 253 (470.13)

А. В. Галанин

СРАВНЕНИЕ ФЛОРИСТИЧЕСКОГО СОСТАВА КОРЕННОЙ И НАРУШЕННОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ В ПОДЗОНЕ СЕВЕРНОЙ ТАЙГИ КОМИ АССР

A. V. GALANIN. A COMPARISON OF FLORISTIC COMPOSITION OF NATURAL AND DISTURBED VEGETATION IN THE NORTH TAIGA SUBZONE IN THE KOMI ASSR

Приведены результаты сравнения флористического состава различных местообитаний в районе нефтепровода на севере Коми АССР. Для каждого местообитания с коренной растительностью подобран аналог с пионерной растительностью. Все описания сравниваются попарно для установления флористического сходства по Сёренсену.

Задачей геоботаники является изучение свойств самой растительности и среды ее обитания. Как правило, взаимодействие растений и среды изучается на уровне отдельных фитоценозов для объяснения их структуры и динамика (Корчагин, 1976; Норин, 1979). Однако проблему взаимодействия раститель-

ности и среды можно ставить шире — на уровне ландшафта (Сочава, 1955; Арманд, 1975).

Считается, что неоднородность растительности в пределах ландшафтного района в общем адекватна экотопической неоднородности этого района, а определенным комбинациям почвенных и климатических факторов соответствуют и определенные комбинации растений (Сукачев, 1917; Воронов, 1973; Толмачев, 1974). При этом различают пионерные группировки растений, в которых влияние растений на среду незначительно, и сформированные ценозы, в которых растения существенно воздействуют на среду и трансформируют экотоп в биотоп.

Процесс воздействия растительности на среду является эргодическим процессом в смысле Д. Л. Арманда (1975), так как имеет аналоги, распределенные в пространстве и находящиеся на разных стадиях развития. Благодаря этому можно сравнить начальные и конечные стадии этого процесса, подобрав и описав соответствующие состояния растительности на сходных местообитаниях. При нарушении растительности на месте коренных фаций возникают их модификации. После прекращения воздействия нарушающих факторов модификации благодаря восстановлению растительности постепенно возвращаются в близкое к исходному состояние и вновь становятся коренными фациями (Сабуров, 1972). При этом характер восстановительного процесса зависит не только от особенностей экотопа, но и от флористического потенциала данного района.

Для оценки средообразующей роли растительности необходимо сравнить экологическую структуру ландшафта, в котором растительный покров близок к климаксовому состоянию, с экологической структурой того же ландшафта, но с нарушенным растительным покровом, находящимся на пионерной стадии. Подобный эксперимент представляется почти нереальным, однако ситуации, близкие к нему, при различных антропогенных воздействиях на природу встречаются довольно часто. Такой «эксперимент» заложен, например, при прокладке трассы нефтепровода, пересекающей самые разные местообитания. При этом естественный растительный покров уничтожается на полосе шириной 15—20 м, вырубаются и удаляются деревья, а при засыпке траншеи снимается верхний почвенный слой и мохово-кустарничковая дернина. Характер и степень нарушения растительного покрова примерно равны на всех участках трассы. Двигаясь вдоль трассы, можно почти всегда для каждого местообитания с коренной растительностью подобрать его аналог с нарушенной растительностью.

Пионерная растительность, так же как и коренная, неоднородна и изменяется в пространстве в зависимости от характера местообитания. Растительный покров и в пионерной стадии изменяется в соответствии с изменением внешних условий, однако средообразующая роль растительности в этом случае незначительна.

Настоящее исследование было проведено в среднем течении р. Большая Сыня (левый приток р. Усы, Коми АССР) в августе 1979 г. Район расположен в подзоне северной тайги, характеризуется слабо всхолмленным рельефом. Преобладают подзолистые и подзолисто-глеевые почвы тяжелого механического состава. В поймах рек под луговой растительностью встречаются дерновые и дерново-подзолистые почвы более легкого механического состава. Гидрографическая сеть густая за счет большого количества мелких рек и ручьев. Климат бореальный континентальный с переносом континентальных и морских арктических воздушных масс (Борисов, 1967). Зимой часты сильные морозы до —55°, а в теплое полугодие — волны холода. Период активной вегетации составляет 80—90 дней, средняя температура июля около 12, а января —22°. Осадков за год выпадает около 500—600 мм (Алпатьев и др., 1976).

Преобладающим вариантом растительности здесь являются мохово-кустарничковые ельники бореального и гипоарктического склада, встречаются сфагновые болота аапа-типа, лишайниково-кустарничковые сосняки на боровых террасах крупных рек, пойменные ивняки, разнотравные и злаково-разнотравные пойменные луга, пойменные разнотравные ельники. До прокладки нефтепровода растительный покров практически не подвергался антропогенному воздействию. Даже пойменные луга в последние 15—20 лет не выкашиваются и не расчищаются.

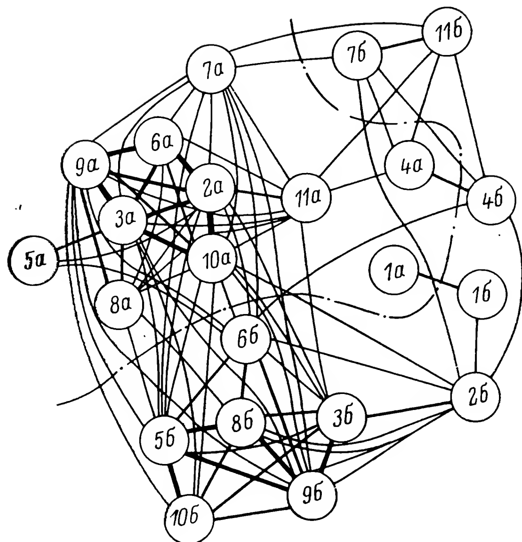


Рис. 1. Граф флористического сходства геоботанических описаний по Сёренсену.

Расшифровка номеров геоботанических описаний — в тексте и таблице. Самые *толстые линии* соответствуют сходству более 70%, *менее толстые* — сходству менее 70%, но более 50%, *тонкие линии* соответствуют сходству менее 50%, но более 30%. *Штрихпунктирная* линия отделяет описания с коренной растительностью от описаний с пионерной растительностью.

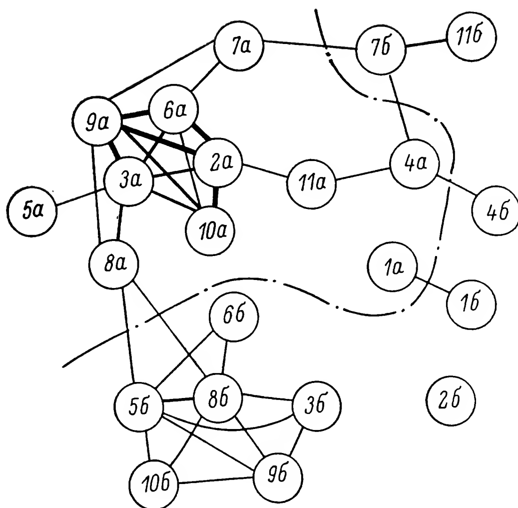


Рис. 2. Граф флористического сходства геоботанических описаний по Сёренсену с учетом информативности видов.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

Для характеристики растительности был заложен профиль длиной 4 км, включающий различные элементы мезорельефа. Всего на профиле выделено 11 растительных сообществ. Через все эти сообщества проходит трасса нефтепровода, которая представляет собой аналог того же профиля, но с пионерной растительностью. Таким образом, для каждого из 11 сообществ с коренной растительностью подобран аналог с пионерной растительностью. Геоботанические описания составлялись на площадках размером 10×20 м. Кроме профиля, сделано 4 геоботанических описания за его пределами. Аналоги этих сообществ на трассе отсутствуют. Результаты представлены в виде таблицы, в которой показано распределение видов в соответствующих геоботанических описаниях. Обилие видов на площадках оценивалось визуально по двухбалльной шкале. Балл 1 соответствует un, sol и sp, а балл 2 — cop и soc по шкале Друде.

Геоботанические описания анализировались для установления попарного флористического сходства по Сёренсену. Результаты представлены в виде графа (рис. 1), однако в этом случае при расчете флористического сходства виды не дифференцируются по их встречаемости в растительном покрове. Вместе с тем интуитивно ясно, что чем у́же эколого-ценотическая амплитуда вида, тем бо́льшую экологическую информацию о местообитании он несет своим присутствием в нем. Ландшафтно-экологическую информативность видов можно приблизительно оценить как отрицательный логарифм их встречаемости в совокупности геоботанических описаний

$$I(A) = -\log P(A),$$

где $I(A)$ — ландшафтно-экологическая информативность вида A, $P(A)$ — относительная встречаемость вида A в совокупности геоботанических описаний.

Для расчета флористического сходства описаний с учетом общей встречаемости видов в формулу Сёренсена вместо чисел видов подставлены суммы их информационных индексов. Результаты расчета сходства геоботанических описаний этим способом также представлены в виде графа (рис. 2).

Профиль начинается от берега р. Большая Сыня и пересекает пойменную террасу (*1а*), занятую разнотравно-злаковой луговой растительностью и еже-

Распределение видов по геоботаническим описаниям, составленным в районе среднего течения р. Большая Сыня

Вид	Номера описаний																								
	1а	*1б*	*2а*	*2б*	*3а*	*3б*	*4а*	*4б*	*5а*	*5б*	*6а*	*6б*	*7а*	*7б*	*8а*	*8б*	*9а*	*9б*	*10а*	*10б*	*11б*	*11б*	23	24	25	26
Peltigera aphthosa (L.) Willd.	—	—	1	—	1	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	1	—	—	—	1	—	—	—	—	—
Cladonia alpestris (L.) Rabenh.	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	1	—	—	—	1	—	1	1	—	—
C. rangiferina (L.) Web.	—	—	1	—	1	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	1	—	1	—	1	—	1	1	—	—
C. sylvatica (L.) Hoffm.	—	—	2	—	1	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	1	—	1	1	—	—
C. deformis Hoffm.	—	—	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Dicranum sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—
Polytrichum commune Hedw.	—	—	2	2	2	2	—	—	1	2	1	2	—	—	1	1	2	1	2	2	2	1	2	2	1	—
Pleurozium schreberi (Brid.) Mitt.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—
Hylocomium sp.	—	—	2	—	1	—	—	—	1	—	2	—	2	—	—	—	2	—	2	—	1	—	—	—	—	—
Sphagnum sp. 1.	—	—	—	—	2	—	—	—	2	—	—	—	1	—	2	—	1	—	—	—	—	—	—	—	2	—
Sphagnum sp. 2.	—	—	—	—	1	—	—	—	—	1	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—
Sphagnum sp. 3.	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—
Equisetum arvense L.	1	1	—	—	—	—	2	2	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2
E. fluviatile L.	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
E. palustre L.	—	—	—	—	—	—	2	1	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	1	—
E. pratense Ehrh.	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	1	2	—	—	2	2
E. sylvaticum L.	1	2	2	2	2	2	—	1	2	2	1	1	2	2	—	2	2	2	2	2	2	2	1	2	—	—
Lycopodium annotinum L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Diphasium complanatum (L.) Rothm.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—
Picea obovata Ledeb.	—	—	2	—	2	—	2	—	2	—	2	—	2	—	2	—	2	—	2	—	2	—	1	2	2	1
Juniperus communis L.	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	1	1
Agropyron repens (L.) Beauv.	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Bromopsis inermis (Leyss.) Holub.	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Lerchenfeldia flexuosa (L.) Schur	—	1	2	2	2	2	—	—	—	2	2	—	2	—	—	—	2	1	2	1	2	—	2	2	1	—
Deschampsia cespitosa (L.) Beauv.	1	2	—	2	—	—	1	2	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2
Milium effusum L.	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Calamagrostis neglecta (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Scherb.	—	—	—	1	—	—	—	—	—	1	—	1	—	1	—	1	—	—	1	2	—	—	—	—	1	—
C. purpurea (Trin.) Trin.	2	2	—	1	—	1	1	1	—	1	—	2	1	2	—	1	—	1	—	1	1	2	1	—	1	2
C. canescens (Web.) Roth	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	1
Agrostis tenius Sibth.	1	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
Phalaroides arundinacea (L.) Rausch.	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2
Phleum alpinum L.	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Alopecurus geniculatus L.	—	2	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2
A. pratensis L.	1	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2
Festuca rubra L.	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1

Вид	Номера описаний																								
	1а	*1б*	*2а*	*2б*	*3а*	*3б*	*4а*	*4б*	*5а*	*5б*	*6а*	*6б*	*7а*	*7б*	*8а*	*8б*	*9а*	*9б*	*10а*	*10б*	*11а*	*11б*	23	24	25	26
Poa annua L.	—	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
P. palustris L.	1	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1
P. pratensis L.	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
Roegneria sp.	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Eriophorum russeolum Fries	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—
E. scheuchzeri Hoppe	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
E. vaginatum L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	2	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Carex cinerea Poll.	—	—	—	2	—	2	2	2	—	2	—	1	—	2	—	2	—	2	—	2	—	2	1	—	—	—
Carex globularis L.	—	—	1	1	2	2	2	—	—	2	—	1	—	—	2	2	1	2	1	2	1	—	2	1	2	—
C. magellanica Lam. ssp. *irrigua* (Wahlenb.) Hiit.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	1	—	1	2	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—
C. vesicaria L.	—	—	—	—	—	—	1	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Juncus bufonius L.	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
J. filiformis L.	1	2	—	2	—	—	1	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	1	—	—	—	—	—	1
J. nodulosus Wahlenb.	—	2	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Luzula multiflora (Retz.) Lej.	1	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
L. pilosa (L.) Willd.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—
Veratrum lobelianum Bernh.	1	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Salix dasyclados Wimm.	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
S. hastata L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
S. jenisseensis (Fr. Schmidt) Floder.	—	—	—	1	—	1	1	—	—	1	—	—	1	1	—	1	—	1	—	—	2	2	—	—	—	—
S. lapponum L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—
S. phylicifolia L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	2	1
S. viminalis L.	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	1	—	2	—	—	—	2
Betula humilis Schrank	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
B. nana L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—
B. pubescens Ehrh.	—	1	2	2	2	2	2	2	2	1	1	2	2	1	2	2	2	2	2	2	2	1	2	2	2	1
Urtica dioica L.	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
Rumex acetosa L.	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
R. acetosella L.	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
R. crispus L.	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
R. pseudonatronatus (Borb.) Borb. ex Murb.	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Polygonum aviculare L.	—	2	—	2	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
P. bistorta L.	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
P. viviparum L.	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1
Chenopodium rubrum L.	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Продолжение

Вид	Номера описаний																									
	1а	*1б*	*2а*	*2б*	*3а*	*3б*	*4а*	*4б*	*5а*	*5б*	*6а*	*6б*	*7а*	*7б*	*8а*	*8б*	*9а*	*9б*	*10а*	*10б*	*11а*	*11б*	23	24	25	26
Stellaria bungeana Fenzl	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2
S. graminea L.	1	1	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
Cerastium davuricum Fisch. ex Spreng.	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
C. holosteoides Fries	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Sagina sp.	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Moehringia lateriflora (L.) Fenzl	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
Dianthus superbus L.	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Caltha palustris L.	—	—	—	—	—	—	1	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Trollius europaeus L.	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	—	—	1
Delphinium elatum L.	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
Aconitum excelsum Trautv.	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	1
Ranunculus borealis Trautv.	—	—	—	—	—	—	2	1	—	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	2	1	—	—	1	1
R. repens L.	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2
Thalictrum minus L.	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
Erysimum hieracifolium L.	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Rorippa sp.	—	2	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	1	—	—	—	1	—	1	—	—	—	1
Cardamine pratensis L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
Capsella bursa-pastoris (L.) Medik.	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Ribes hispidulum Pojark.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—
Sorbus aucuparia L.	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	1	—	—
Rubus arcticus L.	—	1	1	2	—	2	2	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	2	—	2	2	2	2
R. chamaemorus L.	—	—	1	—	2	1	1	—	2	1	—	—	1	—	2	2	2	2	1	1	—	—	—	1	2	—
Comarium palustre L.	—	—	—	—	—	—	2	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1
Geum rivale L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	1
Filipendula ulmaria (L.) Maxim.	1	—	—	—	—	—	1	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	2	—	—	—	2
Alchemilla vulgaris L. s. l.	1	1	—	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	1	2	—	—	—	1
Sanguisorba officinalis L.	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Rosa acicularis Lindl.	—	—	1	—	—	—	1	1	—	—	—	1	1	1	—	—	—	—	—	—	2	1	1	2	1	1
Trifolium repens L.	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Vicia cracca L.	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
V. sepium L.	1	—	—	—	—	—	1	—	—	1	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	1
Lathyrus pratensis L.	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—
Geranium albiflorum Ledeb.	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	2	2	—	—	—	—	—	—	1	2	—	—	1	2
G. sylvaticum L.	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—
Callitriche sp.	—	—	—	—	—	—	1	2	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Empetrum nigrum L.	—	—	1	—	1	—	—	—	2	—	1	1	—	—	1	—	2	—	1	—	2	—	—	1	—	—

Вид	Номера описаний																									
	1а	*1б*	*2а*	*2б*	*3а*	*3б*	*4а*	*4б*	*5а*	*5б*	*6а*	*6б*	*7а*	*7б*	*8а*	*8б*	*9а*	*9б*	*10а*	*10б*	*11а*	*11б*	23	24	25	26
Viola sp.	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
Epilobium palustre L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—
Chamerion angustifolium (L.) Holub	2	2	1	2	—	2	—	2	—	2	—	2	1	2	—	1	—	1	—	—	—	—	2	1	1	1
Anthriscus sylvestris (L.) Hoffm.	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
Pleurospermum uralense Hoffm.	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
Angelica archangelica L.	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	2	—	—	—	1
A. sylvestris L.	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	1
Heracleum sibiricum L.	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
Chamaepericlimenum suecium (L.) Graebn.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	2	—	—	—	—	—	2	1	2	—	—	—	2	—
Pyrola rotundifolia L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Orthilia secunda (L.) House	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—
Ledum palustre L.	—	—	—	—	—	—	—	—	2	1	—	1	1	—	2	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Andromeda polifolia L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Vaccinium myrtillus L.	—	—	2	—	1	—	—	—	2	1	2	1	2	—	2	1	2	1	2	1	2	—	—	1	2	—
V. uliginosum L.	—	—	—	—	1	—	—	—	2	—	—	—	—	—	2	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
V. vitis-idaea L.	—	—	2	—	1	—	1	—	2	—	2	—	2	—	1	—	1	—	2	—	2	—	1	2	1	—
Oxycoccus quadripetalus Gilib.	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Chamaedaphne calyculata (L.) Moench	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—
Trientalis europaea L.	—	—	2	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	2	—	—	1	—	—
Myosotis palustris Lam.	1	1	—	—	—	—	2	—	1	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	1
Prunella vulgaris L.	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Lamium album L.	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Linaria vulgaris Mill.	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Veronica longifolia L.	1	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	2
Melampyrum sylvaticum L.	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	1	1	—
Euphrasia sp.	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
Pedicularis compacta Steph.	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Plantago media L.	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Galium boreale L.	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2
G. palustre L.	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Linnaea borealis L.	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	1	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—
Lonicera pallasii Ledeb.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
Valeriana officinalis L.	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
Solidago virgaurea L.	1	1	—	1	—	—	2	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	2	1	—	1	1
Gnaphalium sylvaticum L.	1	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
G. uliginosum L.	—	1	—	1	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Вид	Номера описаний																									
	1а	1б	2а	2б	3а	3б	4а	4б	5а	5б	6а	6б	7а	7б	8а	8б	9а	9б	10а	10б	11а	11б	23	24	25	26
Achillea millefolium L.	1	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
Chamomilla suaveolens (Pursh) Rydb.	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Matricaria phaeacephala (Rupr.) Stefánss.	—	2	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Tanacetum vulgare L.	1	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
T. bipinnatum (L.) Sch. Bip.	1	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1
Artemisia vulgaris L.	1	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Achillea ptarmica L.	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
Tussilago farfara L.	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Petasites spurius (Retz.) Reichenb.	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Nardosmia laevigata (Willd.) DC.	1	1	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Senecio nemorensis L.	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2
Saussurea alpina (L.) DC.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	1	—
Cirsium heterophyllum (L.) Hill	2	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	2	2	—	—	—	—	—	—	2	2	—	—	1	1
Hieracium prenanthoides Vill.	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
H. umbellatum L.	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

годно заливаемую паводковыми водами, что препятствует восстановлению леса. Луг не расчищается и не выкашивается. Сообщество характеризуется богатым видовым составом и полидоминантностью. Затем профиль выходит на высокую надпойменную террасу высотой 6—8 м, внешняя часть которой занята ельником долгомошником II бонитета (*2а*) с большой примесью березы. На внутренней части надпойменной террасы развит ельник долгомошно-сфагново-кустарничковый III бонитета (*3а*) также с большим участием березы. Далее профиль пересекает небольшой ручей в широкой заболоченной ложбине с разреженным ельником разнотравным IV бонитета (*4а*). Здесь долина реки кончается и профиль проходит по склону холма северо-восточной экспозиции. В нижней части склона — ельник сфагново-кустарничковый III бонитета с примесью березы (*5а*) с отчетливо выраженным мелкобугорковым нанорельефом. На вершине холма развит ельник зеленомошно-черничный III бонитета почти без примеси березы (*6а*), а на пологом склоне юго-западной экспозиции — ельник хвощово-разнотравно-кустарничковый III бонитета (*7а*) со значительной примесью березы. Следующий элемент рельефа — понижение с заболоченным ельником сфагновым V бонитета с большой примесью березы (*8а*). Далее профиль снова выходит на пологий склон северо-восточной экспозиции, где он пересекает ельник зеленомошно-хвощово-черничный III бонитета (*9а*). В верхней части холма развит ельник зеленомошно-черничный II бонитета (*10а*), в котором примесь березы значительна, а в подлеске встречается рябина. На склоне юго-западной экспозиции, выходящем в долину ручья, профиль проходит через приручьевой разнотравный ельник II бонитета (*11а*).

Трасса нефтепровода также пересекает все перечисленные сообщества. Возраст пионерной растительности на ней около 6 лет, но поскольку в условиях Севера процессы зарастания идут медленно, растительность находится

лишь на первых стадиях формирования, общее проективное покрытие редко превышает 50%.

В пойме реки демутация идет по разнотравно-злаковому типу, общее проективное покрытие около 50%, участок подвержен интенсивной водной эрозии (*1б*). На внешней части надпойменной террасы — хвощово-осоково-разнотравная (*2б*) пионерная группировка, проективное покрытие около 30%. Водная эрозия здесь выражена в меньшей степени, чем на предыдущем участке. На внутренней части террасы в условиях повышенного увлажнения сформировалась хвощово-осоково-березовая группировка с проективным покрытием около 30%; береза в виде подроста высотой 15—20 см (*3б*). В месте пересечения трассой ручья, где имеется постоянное полупроточное переувлажнение, развит осоково-хвощовой покров с проективным покрытием до 60% (*4б*). Сохранились отдельные куски дернины предшествовавшей коренной растительности, которые в условиях повышенного увлажнения не разрушились, а укоренились и нормально функционируют. На склоне холма сформировалась группировка хвощово-осоково-разнотравного типа (*5б*) с проективным покрытием около 50%. Здесь также выражены следы водной эрозии в виде рытвин и микрооврагов. На вершине холма на трассе доминирует иван-чай (*6б*), проективное покрытие около 60%. На юго-западном склоне холма, где также имеются слабые следы водной эрозии, развита разнотравная группировка с проективным покрытием до 60% (*7б*). Там, где трасса пересекает заболоченный сфагновый ельник, сформировалась пионерная растительность осоково-хвощового типа с проективным покрытием около 40% (*8б*), сохранились обрывки старой дернины. На месте ельника зеленомошно-хвощово-черничного на трассе развилась хвощово-морошковая группировка с проективным покрытием около 30% (*9б*). В верхней части холма — пионерная группировка хвощово-осокового типа с проективным покрытием примерно 30% (*10б*), в нижней — разнотравно-злаковая (*11б*) с проективным покрытием примерно 70%, высота травостоя около 0.8 м.

Вне профиля сделано 4 геоботанических описания, которые использованы при обработке для оценки встречаемости видов в растительном покрове. Это — зарастающая лесосека на склоне западной экспозиции крутизной 3—4° (23), ельник зеленомошник II бонитета на том же склоне (24), сфагново-разнотравно-кустарничковый ельник III бонитета на заболоченном участке внутренней части надпоймы р. Большая Сыня (25) и разнотравный ивняк в низкой пойме ручья — притока р. Большая Сыня (26).

Попарное флористическое сравнение описаний по Сёренсену (рис. 1) позволяет выделить среди коренной растительности группу сильно сходных сообществ (*2а*, *3а*, *6а*, *9а*, *10а*), которую в целом можно классифицировать как ельники зеленомошно-черничные. К этой группе примыкают сообщества *5а*, *8а*, *11а*, которые между собой флористически не сходны, так как развиваются в различных экологических условиях: избыточное увлажнение при относительно высокой трофности (*5а*), нормальное увлажнение при благоприятном эдафическом и микроклиматическом режиме (*11а*) и избыточное увлажнение при низкой трофности (*8а*). Флористически весьма обособлены сообщества *4а* (приручьевой заболоченный разнотравный ельник) и *7а* (ельник хвощово-разнотравно-кустарничковый на юго-западном склоне). Наиболее сильно от всех прочих сообществ профиля обособлен пойменный луг (*1а*).

Среди пионерной растительности выделяется также группа сильно сходных сообществ (*3б*, *5б*, *8б*, *9б*, *10б*), которую можно классифицировать как хвощово-осоково-долгомошно-березовый тип группировок, наиболее широко распространенных на трассе. К этой группе примыкают хвощово-осоково-разнотравная группировка (*2б*), которая возникла благодаря заносу диаспор с пойменного луга, и группировка с преобладанием иван-чая на вершине холма (*6б*), специфика которой обусловлена эдафически и микроклиматически. Флористически обособленными оказались группировки *1б* — на месте пойменного луга, *4б* — на месте заболоченного приручьевого ельника разнотравного, *7б* и *11б*, которые можно объединить в хвощово-разнотравно-осоковый тип. Таким образом, ординация пионерных сообществ по флористическому сходству заметно отличается от таковой коренной растительности.

Флористическая преемственность межу коренными сообществами и пионерными группировками, возникающими при прокладке нефтепровода на их месте, наблюдается в следующих парах: *1а* и *1б*, *4а* и *4б*, *7а* и *7б*, *8а* и *8б*, *11а* и *11б*. Это позволяет предположить, что сукцессионный процесс здесь более короткий, а средообразующая роль коренной растительности проявляется в меньшей степени. Исключение составляют заболоченные ельники сфагновые, где преемственность обусловлена тем, что естественный растительный покров при прокладке нефтепровода был нарушен в меньшей степени.

Во всех иных случаях пионерная растительность весьма существенно и не пропорционально отличается от коренной. Так, пионерная группировка *5б* слабо отличается от пионерных группировок *8б*, *10б*, *9б*, *3б* и *6б*. Коренное же сообщество *5а* мало сходно с коренными сообществами *8а*, *10а*, *9а* и *6а*, но весьма сходно с коренным сообществом *3а*. Напротив, группировка *9б*, сходная с группировками *8б*, *3б*, *5б*, *10б* и *6б*, и после восстановления коренной растительности (*9а*) остается сходной с сообществами *8а*, *3а*, *10а*, *6а* и отличается только от сообщества *5а*.

Анализ флористического сходства растительности с учетом эколого-ценотической информативности видов (рис. 2) показывает, что характер разбиения множества описаний на подгруппы существенно не изменяется, хотя величина многих связей снижается и далеко не пропорционально. Особенно значительно снижение связей на подмножестве описаний пионерной растительности, наибольшее наблюдается там, где они обусловлены общностью видов с высокой встречаемостью в растительном покрове. Сравнение рисунков показывает, что коренная растительность характеризуется бóльшим разнообразием, она не столь «безлика» в отличие от пионерной растительности тех же местообитаний. По всей вероятности, по мере формирования коренной растительности исходные экотопические различия не сглаживаются, а усиливаются. Во всяком случае, коренная растительность по сравнению с пионерной в экологическом плане гораздо более информативна.

Активными видами на трассе нефтепровода являются немногие: *Chamerion angustifolium*, *Equisetum sylvaticum*, *Polytrichum commune*, *Lerchenfeldia flexuosa*, *Deschampsia cespitosa*, *Carex cinerea*, *C. globularis*, *Calamagrostis purpurea*, *Juncus filiformis*, *Betula pubescens*, *Salix jenisseensis*. Столь незначительное число видов локальной флоры, способных активно участвовать в формировании пионерных группировок, обусловливает высокую «ранимость» растительности Севера при антропогенных воздействиях.

ЛИТЕРАТУРА

Алпатьев А. М., Архангельский А. М., Подоплелов Н. Я., Степанов А. Я. (1976). Физическая география СССР (зоны СССР, европейская часть СССР, Кавказ и Урал). М., Высшая школа. — Арманд Д. Л. (1975). Наука о ландшафте (основы теории и логико-математические методы). М., Мысль. — Борисов А. А. (1967). Климаты СССР. М., Просвещение. — Воронов А. Г. (1973). Геоботаника. М., Высшая школа. — Корчагин А. А. (1976). Строение растительных сообществ. В кн.: Полевая геоботаника, 5. Л., Наука. — Норин Б. Н. (1979). Структура растительных сообществ восточноевропейской лесотундры. Л., Наука. — Сабуров Д. Н. (1972). Леса Пинеги. Л., Наука. — Сочава В. Б. (1955). Творческий путь В. Н. Сукачева и его роль в развитии геоботаники и ландшафтоведения. Изв. ВГО, 87, 5. — Сукачев В. Н. (1917). О терминологии в учении о растительных сообществах. Журн. Русск. бот. общ., 1. — Толмачев А. И. (1974). Введение в географию растений. Л., Изд. ЛГУ.

Сыктывкарский государственный университет.

Получено 20 II 1980.

УДК 634.0.232.4 (470.13)

Н. А. Рыжова

ГОРИЗОНТАЛЬНАЯ СТРУКТУРА НИЖНИХ ЯРУСОВ В ЛЕСАХ ДОЛИНЫ РЕКИ ВЫЧЕГДЫ

N. A. RYZHOVA. HORIZONTAL STRUCTURE OF THE LOWER LAYERS IN THE FORESTS OF THE VYCHEGDA RIVER VALLEY

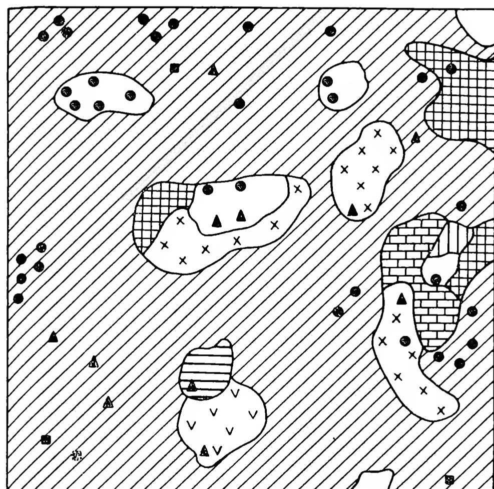
Приводятся данные о строении нижних ярусов долинных лесов р. Вычегды (среднее течение). Анализируется мозаичность наиболее широко распространенных сообществ, указываются факторы, влияющие на горизонтальную структуру травяно-кустарничкового и напочвенного ярусов.

Современная геоботаника уделяет большое внимание вопросу структуры растительных сообществ, однако данные о горизонтальной структуре нижних ярусов лесных фитоценозов все еще немногочисленны. В 1979 г. мы начали работы по изучению горизонтальной структуры лесов Коми АССР. Работы проводили в среднем течении р. Вычегды (Усть-Вымский р-н). В задачи работ входило исследование долинных лесных массивов, в особенности структуры их нижних ярусов, в связи с проблемой прогнозирования влияния переброски части стока северных рек в бассейн Каспия. В предлагаемой статье обсуждаются данные о мозаичности некоторых лесных фитоценозов.

Согласно Ю. П. Юдину (1954), район работы находится в Вымском сосновом округе среднетаежной подзоны. Долины рек в округе «хорошо развиты, заняты еловыми, елово-пихтовыми и березовыми лесами, зарослями кустарников и крупными массивами лугов» (Юдин, 1954 : 346). В среднем течении р. Вычегды в долине хорошо выражен комплекс пойменных, надпойменных и озерных террас (Потапенко, 1971). Значительная площадь последних занята еловыми зеленомошными лесами. Производные сообщества представлены различными стадиями сукцессионного ряда. К наиболее сухим песчаным местообитаниям приурочены сосновые лишайниковые, зеленомошно-лишайниковые леса. Сфагновые леса связаны с суглинистыми понижениями. В притеррасной части поймы развиты сосново-еловые разнотравно-сфагновые ассоциации. На прирусловой пойме встречаются осиново-березовые разнотравные сообщества и группировки травянистых растений разных стадий развития.

Исследования вели по общепринятой геоботанической методике с использованием методов профильных ходов через долину, рекогносцировочных маршрутов, детальных геоботанических описаний. Для изучения мозаичности применяли визуальный и картографический методы. При геоботаническом описании сообщества отмечали особенности горизонтальной структуры травяно-кустарничкового яруса, характер границ микрогруппировок, их видовой состав. В наиболее широко распространенных сообществах на пробных площадях 20×20 м картировали микрогруппировки. Приводимый ниже анализ мозаичности проведен с использованием методики А. А. Корчагина (1976). Термин «микрогруппировка» употребляется нами для определения двухъярусной структурной единицы сообщества — «конгрегация» в понимании Н. А. Миняева (1963), «микроценоз» в понимании В. В. Мазинга (1965). Для одноярусной группировки применяется термин «синузия» в понимании Б. Н. Норина (1979).

Ельник чернично-зеленомошный на суглинистых, супесчаных отложениях высоких террас — коренное зрелое сообщество (рис. 1). Древесный ярус образован елью с примесью сосны и березы (7Е+2Б+1С). Сомкнутость древостоя 0.5—0.7. Подрост развит слабо. Видовой состав травяно-кустарничкового яруса беден, он образован в основном видами-спутниками ели: майником, грушанкой, кислицей и др. Напочвенный покров из *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. хорошо развит, его проективное покрытие 80%. По данным М. П. Ахминовой (1970), в ельнике чернично-зеленомошном наблюдается синэкологический оптимум развития зеленых мхов, чем, вероятно, и объясняется однородность напочвенного покрова. В сообществе выделены



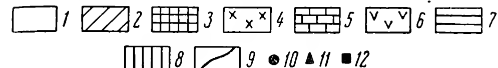
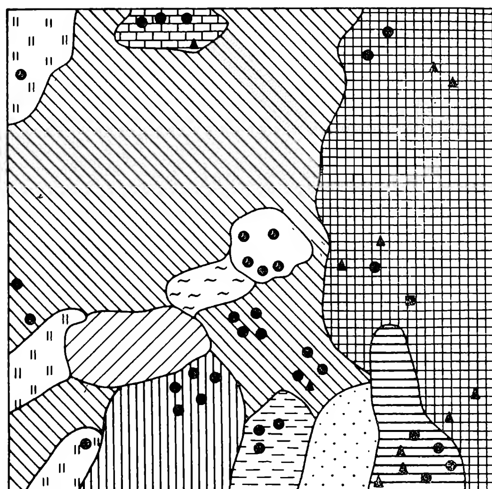


Рис. 1. Еловый чернично-зеленомошный лес.

1 — мертвопокровные участки. Микрогруппировки и синузии: *2* — чернично-зеленомошная (Vaccinium myrtillus—Pleurozium schreberi), *3* — чернично-папоротниковая (Vaccinium myrtillus + Gymnocarpium dryopteris), *4* — папоротниковая (Gymnocarpium dryopteris), *5* — кисличная (Oxalis acetosella), *6* — чернично-кислично-зеленомошная (Vaccinium myrtillus + Oxalis acetosella — Pleurozium schreberi), *7* — кислично-зеленомошная (Oxalis acetosella — Hylocomium splendens), *8* — майниковая (Maianthemum bifolium); *9* — границы микрогруппировок, *10* — ель, *11* — береза, *12* — сосна.



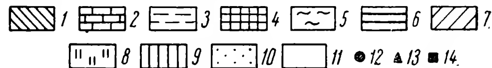


Рис. 2. Березово-еловый майниково-кисличный лес.

Микрогруппировки и синузии: *1* — разнотравная (Geranium sylvaticum + Solidago virgaurea), *2* — папоротниковая (Gymnocarpium dryopteris), *3* — майниково-кислично-зеленомошная (Maianthemum bifolium + Oxalis acetosella — Pleurozium schreberi), *4* — майниково-кисличная (Maianthemum bifolium + Oxalis acetosella), *5* — чернично-майниковая (Vaccinium myrtillus + Maianthemum bifolium), *6* — майниково-папоротниковая (Maianthemum bifolium + Gymnocarpium dryopteris), *7* — брусничная (Vaccinium vitis-idaea), *8* — бруснично-майниково-зеленомошная (Vaccinium vitis-idaea + Maianthemum bifolium — Pleurozium schreberi), *9* — чернично-кисличная (Vaccinium myrtillus + Oxalis acetosella), *10* — майниково-кислично-зеленомошная (Maianthemum bifolium + Oxalis acetosella — Pleurozium schreberi); *11* — мертвопокровные участки, *12* — ель, *13* — береза, *14* — сосна.

3 микрогруппировки и 4 синузии, границы их постепенные, с переходными полосами. Мозаичность скрытая, включенно-объемлемого типа (Корчагин, 1976), обусловлена в основном различным сочетанием небольшого числа видов. Основная микрогруппировка — чернично-зеленомошная — занимает 75% площади. К подкроновым участкам берез тяготеют папоротниковые, чернично-папоротниковые синузии без напочвенного покрова. В таких местообитаниях концентрация мелколиственного опада подавляет развитие зеленых мхов (Ахминова, 1970). Подкроновые участки хвойных деревьев с мощным слоем опада заняты мертвопокровными пятнами. Мертвопокровные участки в аналогичных условиях встречаются повсеместно (рис. 2—5). Все микрогруппировки на данной площади маловидовые, малодоминантные, простые.

Наши данные о простоте строения ельников-зеленомошников согласуются с данными других исследователей (Карпов, 1969; Тишков, 1979). А. А. Тишков в ельниках-зеленомошниках южной тайги отмечал аналогичные микрогруппировки: чернично-зеленомошную, майниково-зеленомошную, кисличную.

Хозяйственная деятельность человека приводит к широкому распространению в районе работ производных березовых чернично-зеленомошных лесов. По строению нижних ярусов такие березняки сходны с коренными сообществами ельников, однако мозаичность в них выражена более отчетливо, коренные микрогруппировки (майниково-зеленомошная, кислично-зеленомошная) сохраняются главным образом вблизи отдельных еловых стволов и пней. Уменьшается роль зеленых мхов. В составе основной чернично-зеленомошной микрогруппировки появляются новые виды: *Deschampsia flexuosa* (L.) Trin., виды *Hieracium*, *Cirsium heterophyllum* (L.) Hill и др.

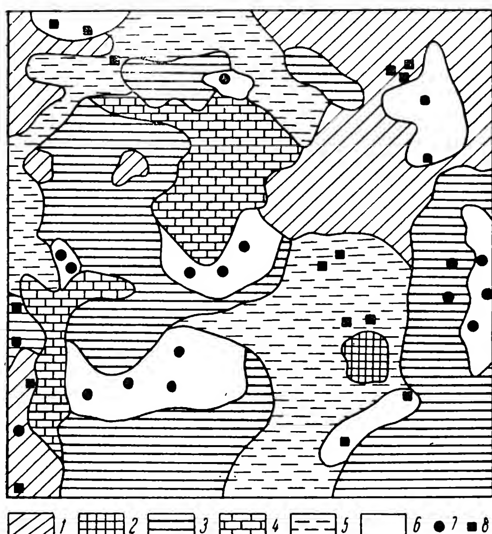


Рис. 3. Елово-сосновый лишайниково-зеленомошный лес.

Микрогруппировки и синузии: *1* — лишайниковая (Cladina rangiferina+Cetraria islandica), *2* — водяниково-лишайниковая (Empetrum nigrum — Cladina rangiferina), *3* — зеленомошная (Pleurozium schreberi+Hylocomium splendens), *4* — бруснично-осоково-долгомошно-лишайниковая (Vaccinium vitis-idaea+Carex globularis — Polytrichum commune+Cladina rangiferina), *5* — зеленомошно-лишайниковая (Pleurozium schreberi+Cladina rangiferina); *6* — мертвопокровные участки, *7* — ель, *8* — сосна.

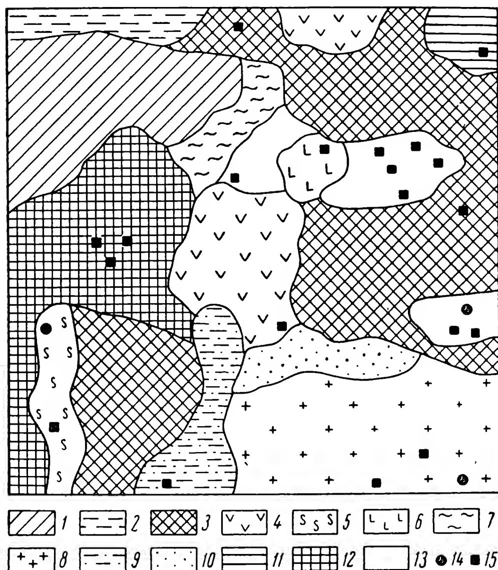


Рис. 4. Сосновый разнотравно-зеленомошный лес.

Микрогруппировки и синузии: *1* — чернично-долгомошно-сфагновая (Vaccinium myrtillus+Vaccinium uliginosum—Sphagnum sp.), *2* — малиновая (Rubus idaeus), *3* — разнотравно-зеленомошная (Antennaria dioica+Chamerion angustifolium — Pleurozium schreberi), *4* — чернично-бруснично-овсяницевая (Vaccinium myrtillus+Vaccinium vitis-idaea+Festuca ovina), *5* — майниковая (Maianthemum bifolium), *6* — голубичная (Vaccinium uliginosum), *7* — брусничная (Vaccinium vitis-idaea), *8* — злаково-разнотравная (Calamagrostis epigeios+Achillea millefolium), *9* — бруснично-зеленомошная (Vaccinium vitis-idaea — Pleurozium schreberi), *10* — долгомошно-лишайниково-зеленомошная (Polytrichum commune+Cladina rangiferina+Hylocomium splendens), *11* — черничная (Vaccinium myrtillus), *12* — чернично-голубичная (Vaccinium myrtillus+Vaccinium uliginosum), *13* — мертвопокровные участки, *14* — ель, *15* — сосна.

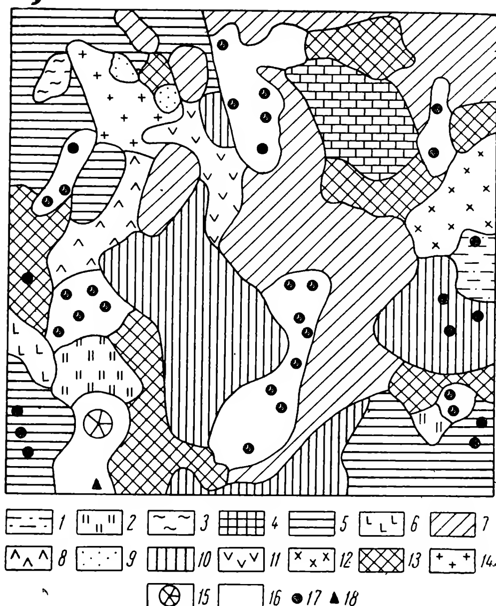
Коренной березово-еловый майниково-кисличный лес (6Е+4Б) в сочетании с фрагментами фитоценозов полян (рис. 2). Сомкнутость крон 0.5—0.8. Такое сочетание характерно для местообитаний Гамской озерной террасы вблизи реки. Древесный ярус образован елью и березой. Мозаичность контурная, границы четкие. Основная лесная синузия — майниково-кисличная. Папоротниковые синузии чаще приурочены к березам. По составу синузии и микрогруппировки близки к предыдущей ассоциации, но резко уменьшается роль зеленых мхов и усиливается — лесного мелкотравья. Лесные микрогруппировки маловидовые, малодоминантные, микрогруппировки полян — полидоминантные, многовидовые, сложные.

Елово-сосновый лишайниково-зеленомошный лес на супесчаных и песчаных местообитаниях Гамской террасы (рис. 3). Древостой образован сосной и елью (6С+4Е). Сомкнутость крон 0.5. Обилен сосновый и еловый подрост, причем последний тяготеет к микрогруппировкам с участием зеленых мхов. Травяно-кустарничковый ярус образован небольшим количеством видов, он менее изменчив в пространстве, чем напочвенный ярус. Мозаичность скрытая, переходы постепенные. Выделены 2 микрогруппировки и 3 синузии. Лишайниковая, зеленомошная и зеленомошно-лишайниковая синузии занимают приблизительно равные площади (20—25%). Наиболее четко обособлены микрогруппировки Empetrum nigrum L.+Cladina rangiferina (L.) Harm. Мозаичность диффузная, иногда наблюдается радиальная. Микрогруппировки маловидовые, малодоминантные, простые.

В целом для супесчаных и песчаных отложений характерно своеобразное сочетание фрагментов еловых зеленомошных и сосновых лишайниковых фито-

Рис. 5. Еловый кустарничково-сфагново-долгомошный лес.

Микрогруппировки и синузии: *1* — голубично-сфагново-зеленомошная (Vaccinium uliginosum — Sphagnum sp.+Pleurozium schreberi), *2* — брусничная (Vaccinium vitis-idaea), *3* — долгомошно-сфагновая (Polytrichum commune+Sphagnum sp.), *4* — чернично-долгомошно-сфагновая (Vaccinium myrtillus — Polytrichum commune+Sphagnum sp.), *5* — кустарничково-зеленомошно-долгомошная (Vaccinium myrtillus+Vaccinium vitis-idaea — Pleurozium schreberi+Polytrichum commune), *6* — марьянниковая (Melampyrum sylvaticum), *7* — кустарничково-долгомошно-сфагновая (Vaccinium myrtillus+Vaccinium uliginosum—Polytrichum commune+Sphagnum sp.), *8* — бруснично-осоково-долгомошно-лишайниковая (Vaccinium vitis-idaea+Carex globularis — Polytrichum commune +Cladina rangiferina), *9* — лишайниковая (Cladina rangiferina), *10* — чернично-сфагновая (Vaccinium myrtillus—Sphagnum sp.), *11* — кустарничково-зеленомошно-долгомошная (Vaccinium myrtillus+Vaccinium uliginosum — Pleurozium schreberi+Polytrichum commune), *12* — бруснично-зеленомошная (Vaccinium vitis-idaea+Pleurozium schreberi), *13* — чернично-осоково-долгомошная (Vaccinium myrtillus+Carex globularis — Polytrichum commune), *14* — кустарничково-зеленомошная (Empetrum nigrum+Vaccinium myrtillus — Pleurozium schreberi), *15* — муравейник, *16* — мертвопокровные участки, *17* — ель, *18*— береза.



ценозов. Вероятно, и рассматриваемый «фитоценоз» является комплексом таких фрагментов. Возможно, в данном случае происходит формирование ельников через стадию сосновых лесов, так называемая ксеросерия (Тишков, 1979), на которую накладываются процессы, обусловленные вмешательством человека.

Производный сосновый разнотравно-зеленомошный лес на супесчаных, песчаных местообитаниях Озъягской озерной террасы вблизи населенных пунктов со следами вырубок и пожаров (рис. 4). Древесный ярус представлен сосной с примесью ели (8С+2Е). Подрост обильный, сосновый. Немногочисленный еловый подрост приурочен к регрессивным еловым микроценозам. Хорошо выражена мозаичность нижних ярусов. Границы резкие. Наблюдается сочетание разнотравно-зеленомошных, чернично-голубичных, разнотравных микрогруппировок. Лесное мелкотравье в виде небольших пятен встречается вблизи стволов елей и еловых пней. Значительную роль в сложении нижних ярусов играют кустарнички. На отдельных нарушенных участках присутствие чернично-долгомошно-сфагновых микрогруппировок указывает на начало заболачивания. Производные микрогруппировки межкроновых пространств характеризуются неустоявшимся, случайным набором видов. Четко оконтурены синузии иван-чая, малины. Производные микрогруппировки многовидовые, полидоминантные.

Ельник кустарничково-сфагново-долгомошный расположен на Озъягской террасе между долгомошным ельником и сфагновым болотом, сообщество переходного типа (рис. 5). Древесный ярус образован елью с примесью березы (10Е+Б). Сомкнутость крон 0.4. Древостой групповой. Эпифитные лишайники и усыхающие стволы свидетельствуют об угнетенном состоянии ели. Травяно-кустарничковый ярус маловидовой. Нижние ярусы образуют сложную мозаику с достаточно четкими границами, причем изменение напочвенного мохового яруса происходит быстрее, чем травяно-кустарничкового, как и в елово-сосновом лишайниково-зеленомошном сообществе (рис. 3). Мозаичность диффузная, контурная. Вероятно, большая пестрота напочвенного покрова в данном случае объясняется более чуткой реакцией мхов на изменение влажности поверхностных слоев почвы, «которая может совсем не сказаться на травянистых растениях и кустарничках, корни которых расположены глубже в почве» (Корчагин, 1976 : 155). В целом состав микрогруппировок хорошо отражает переходный характер сообщества. Для большинства микрогруппировок отмечается содоминирование нескольких видов. Основные микрогруппировки — чернично-сфагновая, кустарничково-долгомошно-сфагновая, чернично-осоково-долгомошная (17, 26 и 13%). Лишайниковые синузии приурочены к пням. Повышенные участки микрорельефа индицируются микро-

группировками с участием зеленых мхов. Интересен пример зоогенной мозаичности. Только вблизи муравейника описаны марьянниковая (*Melampyrum pratense* L.) и брусничная синузии без напочвенного покрова. Аналогичные синузии встречены на месте заброшенного муравейника.

Изучение горизонтальной структуры нижних ярусов фитоценозов позволило сделать следующие выводы.

Нижние ярусы лесных сообществ в долине р. Вычегды образуют мозаику различной степени сложности. По мере развития фитоценозов по направлению к зрелым (приближающихся к климаксовому состоянию) сообществам наблюдается упрощение горизонтальной структуры нижних ярусов, уменьшается количество слагающих их микрогруппировок, обедняется их видовой состав. Довольно сложной мозаичностью отличаются сообщества переходного типа.

Сложной структурой характеризуются вторичные фитоценозы. В процессе изменения сообщества под влиянием различных нарушений видовой состав микрогруппировок становится более разнообразным. В производных сообществах наряду с коренными микрогруппировками присутствуют микрогруппировки различных стадий восстановления.

Мозаичность растительных сообществ в районе работ обусловлена комплексом факторов: биологическими, экологическими и антропогенными. В ненарушенных сообществах неоднородность структуры нижних ярусов чаще всего определяется особенностями взаимоотношений растений (в частности особенностями эдификатора), т. е. это фитогенная мозаичность. Из экологических факторов следует отметить влияние рельефа: а) мезорельефа — приуроченность сообщества к определенному элементу рельефа долины определяет его место в эколого-динамическом ряду и структуру; б) микрорельефа — микрогруппировки внутри сообщества могут быть приурочены к разным формам микрорельефа. Вблизи населенных пунктов формирование нижних ярусов лесных сообществ происходит в основном под воздействием антропогенного фактора.

Данные о горизонтальной структуре нижних ярусов сообществ необходимы для оценки современного состояния растительности, для изучения ее естественной и антропогенной динамики.

ЛИТЕРАТУРА

Ахминова М. П. (1970). Экспериментальные данные о видовом составе и структуре синузий зеленых мхов в еловых лесах таежной зоны. В кн.: Фитоценология и биогеоценология темнохвойной тайги. Л., Наука. — Карпов В. Г. (1969). Экспериментальная фитоценология темнохвойной тайги. Л., Наука. — Корчагин А. А. (1976). Строение растительных сообществ. В кн.: Полевая геоботаника, 5. Л., Наука. — Мазинг В. В. (1965). Об изучении мозаичности и комплексности растительного покрова. Изв. АН ЭССР, 14, сер. биол., 1. — Миняев Н. А. (1963). Структура растительных ассоциаций. М.; Л., Изд. АН СССР. — Норин Б. Н. (1979). Структура растительных сообществ восточноевропейской лесотундры. Л., Наука. — Потапенко Л. М. (1971). Строение и условия формирования террас бассейна р. Вычегды. Вестн. МГУ, сер. геогр., 3. — Тишков А. А. (1979). Естественная и антропогенная динамика еловых лесов Валдая. В кн.: Организация экосистем ельников южной тайги. М., Наука. — Юдин Ю. П. (1954). Геоботаническое районирование. В кн.: Производительные силы Коми АССР, 3. Л., Изд. АН СССР.

Институт биологии
Коми филиала АН СССР,
Сыктывкар.

Получено 16 VII 1981.

УДК 581.526.325 : 389.22 : 627.81

О. М. Кожова, Г. И. Кобанова

ФИТОПЛАНКТОН БРАТСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА В ПЕРИОД СТАБИЛИЗАЦИИ РЕЖИМА

O. M. KOZHOVA, G. I. KOBANOVA. PHYTOPLANKTON OF BRATSK RESERVOIR IN THE PERIOD OF THE REGIME STABILIZATION

Рассмотрены особенности фитопланктона Братского водохранилища на девятом году его существования. При сравнении этого материала с данными прошлых лет установлено, что фитопланктон водохранилища в течение 1963—1970 гг. находился на разных этапах формирования. Первый этап (1963) можно охарактеризовать как озерно-речной; второй (1964—1965) — как озерный с явно выраженным «цветением» воды, вызванным синезелеными водорослями; третий (1970) — как озерный с преобладанием диатомовых, пиррофитовых, синезеленых.

Для разработки путей рационального использования биологических ресурсов водохранилищ необходимо изучение закономерностей формирования их биологического режима. На Братском водохранилище такие работы были начаты в 1963 г.

Площадь Братского водохранилища, заполнявшегося с 1961 по 1967 гг., при нормальном подпорном горизонте (НПГ) — 5500 км², его протяженность по Ангаре — 570, по притокам Оке и Ие — соответственно 370 и 180 км, максимальная глубина — более 100 м, объем водных масс — 179 км³, водообмен происходит один раз в 2 года.

Первые исследования 1963—1965 гг. (Кожова, 1970) позволили выявить изменения сообществ гидробионтов под влиянием мощного антропогенного фактора — зарегулирования реки. После достижения НПГ (400 м) продолжались колебания уровня воды, к 1970 г. уровень воды снизился до 398 м. Этот фактор воздействовал на условия обитания гидробионтов. Поэтому для составления прогнозов количественного развития гидробионтов в водохранилище необходимо учитывать текущие изменения их состава и численности. С этой целью проведены исследования фитопланктона в 1970 г. Для получения сравнительного материала с данными прошлых лет при отборе и обработке проб применяли одни и те же методики. Фитопланктон (377 проб) отбирали с июня до октября по стандартной сетке станций в основной, ангарской части водохранилища и в окинской, образовавшейся в результате затопления долин Оки и ее притока Ии (см. рисунок).

При изучении видового состава водорослей в 1970 г. оказалось, что распределение видов по отделам почти не изменилось по сравнению с предыдущим периодом. Выявленные 94 вида относились к 6 отделам: синезеленым (11), золотистым (8), диатомовым (20), пиррофитовым (12), эвгленовым (4), зеленым (39). Наибольшее число видов (41%) принадлежало отделам зеленых (в основном хлорококковым) и диатомовых (21%).

Рассмотрим изменения фитопланктона в отдельные периоды исследования в двух крупных частях водохранилища: ангарской и окинской.

Ангарская часть. В конце июня—начале июля 1970 г. температура воды в разных участках в поверхностном слое изменялась от 7.7 до 17.5° при наиболее высоких ее значениях в Балаганском расширении, а прозрачность воды — от 1.2 до 6 м и в среднем составляла 4.7 м. В фитопланктоне преобладали виды рода *Stephanodiscus* Ehr. (до 11.2 млн. кл/л), *Asterionella formosa* Hass. (до 4.4) и *Chroomonas acuta* Uterm. (до 0.8). Эти же виды (последний реже) составляли на большинстве станций основную часть биомассы. В некоторых районах заметную роль в биомассе играли крупный по размерам *Gymnodinium coeruleum* Ant. и *Melosira islandica* O. Müll. ssp. *helvetica* O. Müll.

По акватории и по глубине фитопланктон распределялся неравномерно. Наиболее беден им был глубоководный приплотинный участок водохранилища, а наиболее богаты — Балаганское и Шумиловское расширения. В Балаганском расширении всю толщу воды населяла в основном *Asterionella formosa*, а придонный слой — *Melosira islandica* ssp. *helvetica*, скопление которой (12 г/м³) обусловило максимальную биомассу фитопланктона (13.4 г/м³) в этот

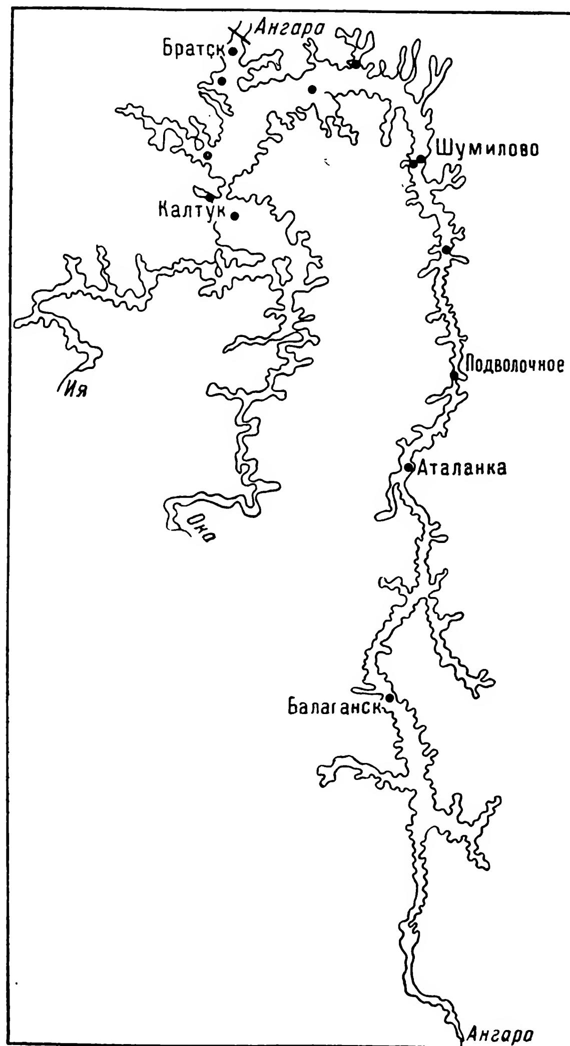


Схема Братского водохранилища с указанием станций отбора проб.

период. Бóльшую часть популяции *M. islandica* ssp. *helvetica* (72%) составляли споры и ауксоспоры. Очевидно, водоросль опускалась в глубинные слои после окончания вегетации. Скопления данного вида в глубинных слоях наблюдались и в других водоемах (Вотинцев, Поповская, 1964; Кожов, 1967; Петрова, 1971). В Шумиловском расширении на центральной станции основная масса фитопланктона была сосредоточена в верхних слоях, где доминировали виды рода *Stephanodiscus* и *Asterionella formosa*. В придонном слое концентрировалась *Melosira islandica* ssp. *helvetica*, но ее биомасса здесь была гораздо меньше (0.8 г/м^3), чем в Балаганском расширении. На прибрежных станциях Шумиловского расширения биомасса фитопланктона, сформированная теми же видами, что и на центральной станции, оказалась меньше, но ее распределение в толще воды было равномернее.

Таким образом, в конце июня—начале июля фитопланктон ангарской части был представлен в основном диатомовыми водорослями, которым сопутствовали пиррофитовые. Максимальная биомасса отмечалась, как правило, не у поверхности, а на глубине, равной величине прозрачности или близкой к ней (до 5.7 г/м^3), и лишь однажды — у дна (13.4 г/м^3).

Сравнивая фитопланктон в конце июня—начале июля 1970 г. с данными первых лет существования водоема (1963—1964 гг.), можно констатировать, что состав его доминантных видов почти не изменился, но в 1970 г. в их числе отсутствовал *Uroglenopsis* sp., который в 1964 г. составлял на некоторых станциях до 50% общей биомассы. Возможно, что эта водоросль не обнаружена нами в 1970 г. вследствие ее разрушения при консервировании. Близкими оказались максимальные биомассы фитопланктона: в 1963 г. — 5.2 г/м^3, в 1964 — 4.2 (Кожова, 1970), в 1970 — 5.7.

В конце июля—начале августа 1970 г. температура воды в ангарской части достигла 22.1°. Начиная от пос. Прибойного наблюдался хорошо выраженный термоклин. Прозрачность воды повсеместно увеличилась по сравнению с июнем и лишь в верхнем бьефе она стала ниже, а ее средняя величина составила 5.5 м и была самой высокой за вегетационный период. В верхнем и среднем участках ангарской части водохранилища массовая вегетация *Asterionella formosa* закончилась, а в приплотинном (верхний бьеф, залив водозабора Братского лесопромышленного комплекса — БЛПК) эта водоросль достигла высокой концентрации (до 4.7 млн. кл/л). Наряду с ней здесь интенсивно вегетировала *Fragilaria crotonensis* Kitt. (до 1.3 млн. кл/л). Оба вида обусловили максимальную в этот период биомассу, которая в верхнем бьефе составляла 3.8 г/м^3 и определила здесь уменьшение прозрачности воды.

На многих станциях оставалась высокой численность *Chroomonas acuta*. В некоторых районах значительно развились водоросли летнего комплекса: виды рода *Anabaena* Bory с преобладанием *A. flos-aquae* (Lyngb.) Bréb. и *A. lemmermannii* P. Richt. (более 2 млн. кл/л), виды рода *Cryptomonas* Ehr., в основном *C. reflexa* (Marsson) Skuja, *C. marssonii* Skuja (более 300 тыс. кл/л). Повсеместно встречался *Ceratium hirundinella* (O. F. M.) Bergh. (до 32 тыс. кл/л) и благодаря большому индивидуальному весу часто доминировал в биомассе.

Основная масса фитопланктона была сосредоточена в эпилимнионе (от 0 до 10—25 м), в том числе у поверхности. Средняя биомасса в поверхностном слое воды возросла по сравнению с июнем от 0.4 до 1.4 г/м³, а во всем столбе воды в связи с указанным вертикальным распределением уменьшилась с 54.0 до 22.1 г/м².

Сравнение данных этого периода 1970 и 1963—1965 гг. показывает следующее. В 1963 г. биомасса фитопланктона не превышала 0.04 г/м³, в 1964 и 1965 гг. она увеличилась и даже средневзвешенная для столба воды составила 0.8; в 1970 г. сократилась до 0.4 г/м³. По составу доминантных видов фитопланктон 1970 г. отличался присутствием *Ceratium hirundinella* и *Fragilaria crotonensis*, первый из них отсутствовал в 1963 и 1964 гг., а второй и в 1965.

К концу августа—началу сентября 1970 г. температура поверхностных вод в нижней части водохранилища снизилась, а в других районах оставалась по-прежнему высокой (до 22.8°). Толщина прогретого слоя воды изменялась от 14 до 25 м. В этот период самые высокие величины прозрачности воды (8 м) были зарегистрированы на участке Наратай—Шумилово, а наименьшие (1.7—2 м) — в заливах у водозабора БЛПК и Кежма-Кежемском. Среднее значение прозрачности — 4.5 м. В это время отмечена максимальная за 1970 г. биомасса фитопланктона (55.8 г/м³). На всей акватории как по численности, так и по биомассе доминировали три вида: *Ceratium hirundinella*, *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs, *Fragilaria crotonensis*. Наиболее интенсивно они развивались в заливе у водозабора БЛПК, в приплотинном участке, в Балаганском и Шумиловском расширениях. Самая высокая биомасса фитопланктона отмечена в Кежма-Кежемском заливе, где численность и биомасса *Ceratium hirundinella* достигли максимальных величин — 1 млн. кл/л и 49.2 г/м³ (88% общей биомассы), а *Aphanizomenon flos-aquae* — 20 млн. кл/л и 6.4 г/м³. В суженных руслового типа участках эти виды развивались слабее. Кроме того, повсеместно встречался *Chroomonas acuta* (до 400 тыс. кл/л), а в некоторых местах в число доминантных вошли виды рода *Anabaena*, *Melosira granulata* (Ehr.) Ralfs, *M. granulata* (Erh.) Ralfs var. *angustissima* (O. Müll.) Hust.

Основная масса фитопланктона в этот период концентрировалась в верхнем 10-, реже в 25-метровом слое. И только в относительно мелководном Балаганском расширении, где ветровым перемешиванием может быть охвачена вся толща воды, фитопланктон был однородным по всей глубине.

При сопоставлении августовского фитопланктона разных лет наблюдений выяснилось, что наименьшая его биомасса была в 1963 г. (не более 0.6 г/м³). В 1964 г. максимальная биомасса составила 20 г/м³, а средняя — около 1 г/м³, или 37 г/м² во всем столбе воды. В 1965 г. средняя биомасса возросла до 6 г/м³, или 180 г/м², высокой она оставалась в 1970 г. (4 г/м³, или 141 г/м²). Состав доминантных видов 1970 г. отличался от такового предыдущих лет присутствием *Fragilaria crotonensis*.

В конце сентября—начале октября 1970 г. температура в поверхностном слое снизилась до 6.8—13°, а средняя прозрачность воды составила 4.7 м. Состав фитопланктона не изменился, но основная роль перешла к *Fragilaria crotonensis*, которая вегетировала по всей ангарской части интенсивнее (до 9.2 млн. кл/л), чем в августе (3.8 млн. кл/л), относительно равномерно распределяясь в толще воды. Более заметны в фитопланктоне стали виды рода *Cryptomonas*. Биомасса осеннего фитопланктона на большинстве станций стала ниже, чем в августе (около 1 г/м³, при максимуме 6.1).

В 1963—1964 гг. в августе и в конце сентября—октябре не наблюдалось такого сильного развития *Fragilaria crotonensis*, а общая биомасса фитопланктона, как правило, не превышала нескольких десятков миллиграммов в 1 м³ и лишь в приплотинном участке в 1964 г. она составила около 10 г/м³.

Таким образом, фитопланктон ангарской части Братского водохранилища в июне—июле 1970 г., т. е. на девятом году его существования, по составу и биомассе мало отличался от такового в 1964 и 1965 (третьего и четвертого) гг. Но в конце августа 1970 г. в водохранилище в значительном количестве развилась *Fragilaria crotonensis*, игравшая несущественную роль в прошлые годы. Она заняла господствующее положение в конце сентября—начале октября. Благодаря ее интенсивному развитию осенью период вегетации фитопланктона в водохранилище удлинился по сравнению с предыдущими годами. По мнению R. Patrick и A. Hasler (цит. по: Хатчинсон, 1969), обильное развитие этой водоросли говорит об эвтрофировании водоема в результате деятельности человека.

Окинская часть. В июне воды окинской части Братского водохранилища прогрелись до 8.8—10.8° в поверхностном слое, их прозрачность была невысокой (1.8—2.5 м). По составу фитопланктон не отличался от ангарского, однако роль *Asterionella formosa* была значительно ниже (не более 39 тыс. кл/л), а в число доминантов вошли криптомонады (до 200 тыс. кл/л). Общими доминантами для окинской и ангарской частей были виды рода *Stephanodiscus* (до 2.5 млн. кл/л), *Chroomonas acuta* (до 6.7 млн. кл/л) и *Gymnodinium coeruleum*, который в Калтукском заливе достиг сравнительно высоких показателей (37 тыс. кл/л и 428 мг/м^3). Основная масса водорослей сосредоточивалась в верхнем 10-метровом слое с максимумом на глубине, равной или почти равной величине прозрачности воды по диску Секки.

Биомасса фитопланктона окинской части в июне 1970 г. (от 0.1 до 0.8 г/м^3 у поверхности) значительно уступала таковой в 1963 (от 2.7 до 12.4 г/м^3) и в 1964 (от 0.3 до 6.6 г/м^3) гг. Во всем столбе воды в центре глубоководного Долоновского расширения биомасса в 1963 г. составляла 230, в 1964 — 83.3, в 1970 — 15.6 г/м^2. Набор доминантных видов в эти годы был одинаков.

К концу июля поверхностные воды окинской части прогрелись до 18.8—22°. Температурная стратификация вод была хорошо выражена. Прозрачность воды в июле изменилась от 1.8 до 3 м. В этот период фитопланктон в окинской части вегетировал более интенсивно, чем в ангарской. Об этом свидетельствуют и средневзвешенные биомассы и запасы водорослей во всем столбе воды под 1 м^2 поверхности. Несколько иным по сравнению с ангарской частью был состав доминантных видов. Например, в окинской части доминировал *Aphanizomenon flos-aquae*, а в ангарской его роль была гораздо меньше. Значение *Chroomonas acuta* и видов рода *Cryptomonas*, напротив, было меньшим в окинской части.

Фитопланктон концентрировался в эпилимнионе до глубины 10 м. Наиболее интенсивно он развивался в Калтукском заливе, где численность *Aphanizomenon flos-aquae* достигла 50 млн. кл/л (14. 8 г/м^3), образуя максимум на глубине, равной величине прозрачности, *Anabaena flos-aquae* — 4 млн. кл/л, *Fragilaria crotonensis* — 700 тыс. кл/л, *Asterionella formosa* — 223. В расширениях отмечался тот же состав фитопланктона, что и в заливе, но роль синезеленых водорослей была значительно ниже, особенно в менее прогретом Долоновском расширении (не более 0.3 г/м^3).

В июле 1970 г. средняя биомасса во всем столбе воды равнялась 43.4 г/м^2, т. е. была несколько меньше, чем в тот же период 1964 г., когда она составляла 54.2 г/м^2 и особенно в 1965 г. — 175.8 г/м^2, когда наблюдалось наибольшее повышение температуры воды в окинской части (до 24.7°). Отметим, что 1970 г. отличается от всех предыдущих существенным развитием *Fragilaria crotonensis*.

В третьей декаде августа произошло охлаждение поверхностных вод до 15°. Четко прослеживалась их температурная стратификация. Прозрачность воды мало изменилась. Из комплекса доминантных видов выпала *Asterionella formosa*; синезеленые водоросли с преобладанием *Aphanizomenon flos-aquae* стали интенсивно вегетировать во всем исследованном районе, но максимум их биомассы (17 г/м^3) почти не изменился по сравнению с июлем. В Долоновском расширении распределение водорослей по вертикали было таким же, как в Калтукском заливе в июле. Доминант *Aphanizomenon flos-aquae* имел максимальное развитие (13.8 г/м^3) на глубине, равной прозрачности воды. Здесь же максимальных величин достигали *Fragilaria crotonensis* (1.1 млн. кл/л, или 758 мг/м^3)

и *Ceratium hirundinella* (47 тыс. кл/л, или 2.2 г/м³); как видно, роль последнего в биомассе возросла. Указанные виды доминировали на всех станциях. Многочисленным был *Chroomonas acuta* (до 700 тыс. кл/л). В Калтукском заливе синезеленые водоросли скапливались у поверхности: вероятно, они всплывали после окончания вегетации. В августе общие запасы фитопланктона окинской части уступали таковым ангарской. Преобладание в планктоне окинской части *Aphanizomenon flos-aquae*, отмеченное в 1970 г., было характерно и для 1964 и 1965 гг., когда максимальные биомассы фитопланктона в эпилимнионе составляли 23.8 и 37.1 г/м³ соответственно. Общая биомасса планктонных водорослей в августе 1970 г. была несколько ниже (17 г/м³), чем в тот же период первых лет существования водохранилища.

К началу октября температура воды в окинской части водохранилища понизилась до 8.2—10.1°. Увеличилась ее прозрачность (2.7—5 м). Вегетация фитопланктона заканчивалась. Его биомасса не превышала 1 г/м³ и была значительно ниже, чем в ангарской части, хотя основная роль принадлежала также *Fragilaria crotonensis*. Наряду с этим видом в число доминантных по биомассе вошли *Ceratium hirundinella*, виды рода *Cryptomonas*. На некоторых участках в значительном количестве продолжал встречаться *Aphanizomenon flos-aquae*. Биомасса фитопланктона в октябре была близка к таковой 1963 г. в тот же период, но значительно меньше, чем 1964 г. и особенно 1965 г., когда господствовали синезеленые водоросли, а общая биомасса фитопланктона достигала 320 г/м³.

Таким образом, исследования фитопланктона Братского водохранилища в 1963—1970 гг. показали, что его коренная перестройка, связанная с зарегулированием реки, произошла в первые годы образования водоема. Изменения в фитопланктоне, происходящие в последующие годы, сводятся в основном к неодинаковой доле участия водорослей разных отделов в формировании общей биомассы. Так, в летне-осенний период 1970 г. наблюдалось массовое развитие *Fragilaria crotonensis*, встречавшейся в первые годы единично. Ее развитие прекратилось раньше в менее глубоководной, окинской, части водохранилища, а в ангарской, имеющей больший теплозапас, она продолжала вегетировать и в октябре.

Средние для вегетационного сезона значения биомассы в ангарской части водохранилища сохранялись в течение ряда лет на одном уровне: в 1964 г. — 1.2 г/м³, в 1965 — 1.6, в 1970 — 1.6. В окинской части отмечено их снижение: в 1964 г. — 3.2 г/м³, в 1965 — 3.9, в 1970 — 0.9 за счет уменьшения развития синезеленых водорослей. Фитопланктон водохранилища в период 1963—1970 гг. можно охарактеризовать как озерно-речной (1963 г.), озерный с явным доминированием синезеленых водорослей (1964—1965 гг.), озерный с преобладанием диатомовых, пиррофитовых и синезеленых водорослей (1970 г.).

ЛИТЕРАТУРА

Вотинцев К. К., Поповская Г. И. (1964). О состоянии *Melosira baicalensis* (K. Meyer) Wisl., опускающейся на глубины Байкала. ДАН СССР, 155, 3. — Кожов М. М. (1967). О динамике развития планктона в оз. Байкал. В кн.: Круговорот вещества и энергии в озерных водоемах. М., Наука. — Кожова О. М. (1970). Формирование фитопланктона Братского водохранилища. В кн.: Формирование природных условий и жизни Братского водохранилища. М., Наука. — Петрова Н. А. (1971). Фитопланктон Онежского озера. В кн.: Растительный мир Онежского озера. Л., Наука.— Хатчинсон Д. (1969). Лимнология. М., Прогресс.

Иркутский государственный университет.

Получено 19 I 1981.

УДК 582.635.5 (571.1/.5)+(571.6)

Д. В. Гельтман

РОД *URTICA (URTICACEAE)* ВО ФЛОРЕ ВОСТОЧНОЙ СИБИРИ И ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА СССР

D. V. GELTMAN. THE GENUS *URTICA* (*URTICACEAE*) IN THE FLORA OF EAST SIBERIA AND THE FAR EAST OF THE USSR

Критически пересмотрена система рода *Urtica* применительно к Восточной Сибири и Дальнему Востоку СССР. Обсуждаются отличительные признаки видов, их географическое распространение. Приводятся ключ для определения видов и система рода.

На территории Восточной Сибири и Дальнего Востока СССР встречается восемь видов рода крапива (*Urtica* L.). В пределах СССР три вида (*U. angustifolia* Fisch. ex Hornem., *U. platyphylla* Wedd., *U. laetevirens* Maxim.) распространены только в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке, пять (*U. dioica* L., *U. galeopsifolia* Wierzb. ex Opiz, *U. sondenii* (Simm.) Avror., *U. cannabina* L., *U. urens* L.) встречаются как на территории рассматриваемого района, так и в других областях страны и за ее пределами.

Специальных работ по таксономии рода *Urtica* для Восточной Сибири и Дальнего Востока, как и для СССР в целом, нет. Сведения о систематике и географии крапив этой территории даны во «Флоре СССР» (Ярмоленко, 1936) и в многочисленных флористических сводках по отдельным районам страны (Комаров, 1903, 1923, 1929; Комаров, Клобукова-Алисова, 1931; Воробьев, 1966, 1982; Ворошилов, 1966; Толмачев, 1966; Гудошников, 1971; Перфильева, 1974; Черняева, 1974; Бусик, 1979, и др.).

Задача настоящей работы — критически пересмотреть систематику рода *Urtica* для территории Восточной Сибири и Дальнего Востока СССР, установить признаки, по которым различаются виды, уточнить их географическое распространение.

Основным материалом для нашей работы служили коллекции, хранящиеся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН). Использованы также материалы Гербариев Ленинградского государственного университета, Всесоюзного института растениеводства, Московского государственного университета, Главного ботанического сада АН СССР, Всесоюзного института лекарственных растений, Московского государственного педагогического института им. В. И. Ленина, Томского государственного университета, Центрального сибирского ботанического сада, Биолого-почвенного института Дальневосточного научного центра, Сахалинского комплексного научно-исследовательского института. Автор совершил поездку по Южному Приморью и Южному Сахалину, в ходе которой был собран гербарий и проведены наблюдения за исследуемыми видами в природе.

Род *Urtica* достаточно труден в таксономическом отношении. Это связано главным образом со значительным полиморфизмом признаков его представителей. Особенно сильно варьируют признаки листа, при их анализе приходится считаться и с ярусной изменчивостью их формы и размеров в пределах одного растения. Известно, что у крапив, по крайней мере у видов, родственных *U. dioica*, верхние листья обычно у́же и обладают более короткими черешками, чем нижние и средние. Для успешного решения таксономических задач, для того чтобы данные о форме и размерах листьев были сравнимыми, необходимо выбрать лист определенного узла и считать его «стандартным», «характеристическим». Мы, следуя M. Fernald (1926), использовали в качестве стандартного лист при самом нижнем хорошо развитом соцветии.[1] Применение этого стандарта дало вполне удовлетворительные результаты. В дальнейшем, говоря о листьях того или иного вида или формы, мы будем иметь в виду отмеченный выше стандартный лист; все исключения будут оговариваться особо.

---

[1] На более низких узлах иногда есть недоразвитые соцветия.

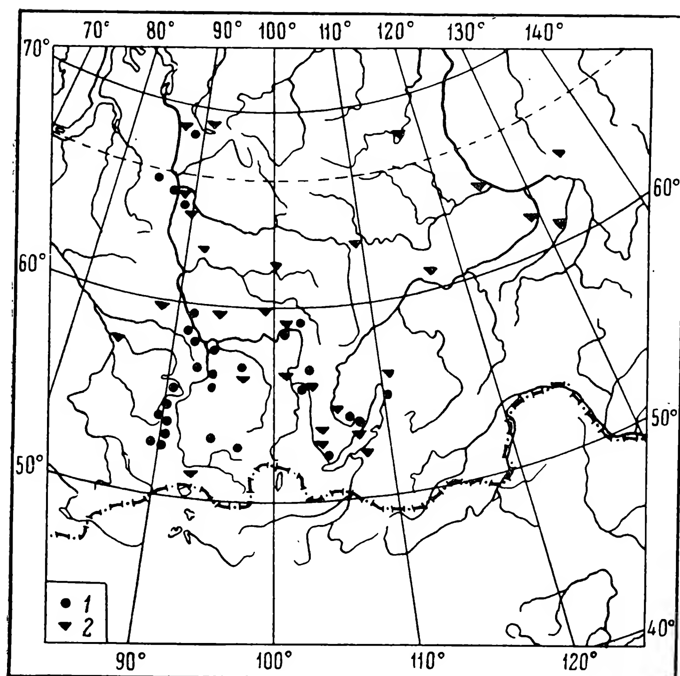


Рис. 1. Распространение в Восточной Сибири.
1 — *Urtica dioica* s. str., *2* — *U. sondenii.*

Бóльшая часть спорных вопросов систематики рода *Urtica* относится к видам, входящим в подсекцию *Urtica*: *U. dioica* (типовой вид), *U. sondenii*, *U. galeopsifolia*, *U. angustifolia*, *U. platyphylla*. Последние четыре таксона неоднократно рассматривались как разновидности и подвиды *U. dioica* (Ledebour, 1850; Weddell, 1869; Domin, 1944), их отличительные признаки не всегда указывались достаточно четко. Наши исследования показали, что *U. angustifolia* и *U. platyphylla* — это достаточно хорошо обособленные виды, хотя и близкие друг к другу и к *U. dioica*. Два других вида, *U. sondenii* и *U. galeopsifolia*, не вполне четко отграничены от *U. dioica*, связаны с ним рядом промежуточных форм. *U. dioica*, *U. sondenii* и *U. galeopsifolia* мы объединяем под названием «комплекс *U. dioica* s. l.».[2] Представители этого комплекса встречаются в основном в европейской части страны, на Кавказе и в Западной Сибири; их систематике мы планируем посвятить особую статью, здесь же приводим лишь самые необходимые сведения, касающиеся произрастания этих видов на территории Восточной Сибири и Дальнего Востока.

U. dioica s. str. широко распространен по всей европейской части СССР, на Кавказе (Ярмоленко, 1936), по всей Средней Азии, за исключением ее пустынных районов (Абдуллаева, 1971), в Западной Сибири южнее Полярного круга (Крылов, 1930). В Восточной Сибири, по имеющимся довольно немногочисленным данным, ареал этого вида выклинивается южнее р. Подкаменная Тунгуска и на востоке доходит до оз. Байкал (рис. 1, *1*). В Забайкалье, Якутии и на Дальнем Востоке *U. dioica* встречается только как заносное растение, о чем неоднократно указывалось в литературе (Ярмоленко, 1936, 1937; Ворошилов, 1966; Белая, 1981; Хохряков, 1981).

Особи *U. dioica* из Восточной Сибири несколько отличаются от европейских, в основном по характеру опушения. Если в европейской части страны преобладают формы с многочисленными жгучими волосками по всему растению, в том числе и на листовой пластинке, то в Восточной Сибири они встречаются реже. Здесь наиболее обычны растения с немногочисленными жгучими волос-

[2] В европейской части СССР к этому комплексу принадлежит также *U. pubescens* Ledeb.

ками на стебле, соцветиях, черешках и вовсе без них на листовой пластинке; такие растения обычно слабо опушены простыми (нежгучими) волосками.

Как показали наши исследования, в Восточной Сибири встречается также *U. sondenii*. Ранее этот таксон указывался только для гористой части Северной Скандинавии и Кольского полуострова (Selander, 1947; Hultén, 1950, 1958; Atlas Florae Europaeae, 1976), а также для севера европейской части СССР от Баренцева моря до 62° с. ш. (Аврорин, 1956) и в сводках по флоре Восточной Сибири (Попов, 1959; Перфильева, 1974; Бусик, 1979) не приводился. Однако отдельные авторы указывали на возможность произрастания этого вида и в Сибири. Предположение о произрастании *U. sondenii* в Западной Сибири высказал E. Hultén (1958). А. И. Толмачев (1966 : 140) отметил, что к *U. sondenii* «должна быть, очевидно, отнесена значительная часть растений, определявшихся то как *U. dioica*, то как *U. angustifolia* из Западной и Средней Сибири, включая значительную часть бассейна Енисея».

По нашим данным, *U. sondenii* довольно широко распространен в азиатской части СССР. И хотя распространение этого вида выявлено еще недостаточно, он, по-видимому, обычен на значительной части Восточной Сибири и доходит на востоке до Байкала и среднего течения Лены (рис. 1, *2*).

U. sondenii отличается от *U. dioica* в первую очередь тем, что на листовой пластинке у его представителей обычно нет ни простых, ни жгучих волосков, а на других частях растения они малочисленны. Кроме того, имеются отличия по форме листовой пластинки: у *U. sondenii* не бывает очень широких листьев, отношение длины листовой пластинки к ее ширине не менее 2 и основание листа округлое, усеченное, иногда слабосердцевидное (глубина выемки не более 2 мм), но не бывает глубокосердцевидным.

К *U. sondenii* относятся отдельные указания о произрастании *U. angustifolia* в некоторых районах СССР. Это касается и данных К. Ф. Ледебура (Ledebour, 1833, 1850) о произрастании *U. dioica* var. *angustifolia* (Fisch. ex Hornem.) Ledeb. на Алтае. Еще Н. С. Турчанинов (Turczaninow, 1856) заметил, что узколистные крапивы с Алтая и из Забайкалья неодинаковы. Забайкальские растения, которые Турчанинов рассматривал как *U. dioica* var. *angustifolia* (Fisch. ex Hornem.) Turcz., по его мнению, возможно, составляют особый вид и отличаются от алтайских более узкими и длинными листьями, а также отсутствием жгучих волосков. Просмотр соответствующих гербарных материалов показал, что экземпляр, собранный Ледебуром на Алтае, по-видимому, на р. Чарыш и помеченный им как *U. angustifolia* (Altai, 1826, iter Tscharysch,[3] № 184 (или 784) (LE)), относится к *U. sondenii*, а экземпляры Турчанинова из Забайкалья — к настоящему *U. angustifolia*.

Толмачев (1966) относил к *U. sondenii* сведения И. А. Перфильева (1934) о произрастании *U. angustifolia* на севере европейской части страны. Указания В. Б. Сочавы (1929) о произрастании *U. angustifolia* на Северном Урале и его сборы из этого района, хранящиеся в Гербарии БИНа, мы относим также к *U. sondenii*.

Единично в Красноярском крае и в Иркутской обл. встречается *U. galeopsifolia*. Этот вид распространен главным образом в южных районах европейской части СССР, но отмечен и севернее (Ленинградская обл.), а также встречается в южных районах Западной Сибири. От *U. dioica* он отличается главным образом густым опушением всего растения. В Гербарии БИНа имеются следующие экземпляры этого вида из Восточной Сибири: Енисейская губ., Минусинский окр., оз. Иткуль около оз. Широ, 12—14 VII 1897, Ю. Вагнер; Иркутская губ., Балаганский у., окрестности дер. Щербаковой, 3 VIII 1908, № 1142, Н. Мальцев; Иркутская губ., Балаганский у., окрестности с. Бажеевского, 30 VI 1905, № 319, Н. Мальцев; встречаются и формы, переходные к *U. dioica*: Иркутская губ., Балаганский у., сорное у с. Распутино, 27 VI 1910, А. Н. Криштофович.

---

[3] Это название на этикетке написано неполностью и неразборчиво. Местонахождение на р. Чарыш указано Ледебуром во «Flora Altaica» (Ledebour, 1833).

Перейдем к рассмотрению собственно восточносибирских и дальневосточных видов. Довольно сложный вопрос их систематики — разграничение *U. angustifolia* и *U. dioica*.

U. angustifolia был описан J. Hornemann (1819) по экземплярам, выращенным Ф. Б. Фишером в Ботаническом саду в Горенках из семян, полученных из Даурии, как написано на этикетке типового экземпляра. Затем Ледебур (Ledebour, 1833) во «Flora Altaica» понизил ранг этого таксона до разновидности *U. dioica* var. *angustifolia* (Fisch. ex Hornem.) Ledeb., однако, как уже отмечалось, под этим названием приводился *U. sondenii*. Во «Flora Rossica» (Ledebour, 1850) в рамках *U. dioica* var. *angustifolia* были объединены как *U. sondenii*, так и настоящий *U. angustifolia* — забайкальские растения, указанные Турчаниновым (Turczaninow, 1839). Точки зрения Ледебура придерживались авторы ряда флористических работ прошлого века (Trautvetter, Meyer, 1856; Maximowicz, 1877), а также монограф сем. *Urticaceae* H.-A. Weddell (1856, 1869). В ранге вида *U. angustifolia* был принят В. Л. Комаровым (1903, 1923, 1929), так же понимался во «Флоре СССР» (Ярмоленко, 1936) и в большинстве современных флористических сводок (Ворошилов, 1966; Воробьев, 1966, 1982; Толмачев, 1966; Перфильева, 1974; Черняева, 1974; Бусик, 1979; Белая, 1981), хотя некоторые авторы и в последние десятилетия рассматривали его как разновидность (Попов, 1959; Черепнин, 1961).

Главным отличительным признаком *U. angustifolia* считают узколистность и по этому признаку его обычно отграничивают от *U. dioica*. В связи с тем, что среди *U. dioica* также нередки узколистные формы, создавалось впечатление, что *U. angustifolia* встречается вместе с *U. dioica* по всему ареалу последнего. Однако Комаров (1903) отмечал, что узколистные формы *U. dioica*, встречающиеся в Европе, не относятся к *U. angustifolia*, который не распространен западнее Забайкалья. Действительно, как показали наши исследования, узколистные формы *U. dioica* не идентичны настоящему *U. angustifolia*.

А. В. Ярмоленко (1936, 1937) считал наиболее стойким признаком *U. angustifolia* наличие малого числа жгучих волосков. Однако, как уже отмечалось, у восточносибирских форм *U. dioica* и у *U. sondenii* эти волоски также немногочисленны, поэтому отмеченный признак как разграничительный ненадежен. То же самое можно сказать и о различиях этих видов по плодам. Так, Ярмоленко (1936) отмечал, что для *U. angustifolia* характерен округлый орешек около 1 мм дл., а для *U. dioica* — округло-эллиптический или яйцевидный орешек 1.25—1.5 мм дл. По нашим наблюдениям, размеры орешка у *U. angustifolia*, *U. dioica*, *U. sondenii* и *U. galeopsifolia* практически не различаются; длина колеблется в пределах 0.9—1.3 мм. Форма орешков тоже не может служить хорошим отличительным признаком, хотя почти округлые орешки более характерны для *U. angustifolia* (рис. 2, 1, *б*, *д*), чем для других видов, все же у него нередко встречаются плоды и иной формы (рис. 2, 1, *а*, *в*, *г*).

В результате обработки гербарного материала, наблюдений в природе, знакомства с литературой мы выявили ряд признаков, разграничивающих *U. angustifolia* и *U. dioica* (см. таблицу). По каждому признаку есть известное перекрывание, но по комплексу признаков эти виды различаются вполне надежно.

Отличительные признаки *Urtica angustifolia* и *U. dioica*

	U. angustifolia	*U. dioica*
Ширина листовой пластинки	Обычно в 3—5, до 7—10 раз меньше длины	Обычно в 1.5—3, до 4—5 раз меньше длины
Длина черешка	В 4.5—9, до 13—15 раз короче пластинки	В 2—5, до 6—7 раз короче пластинки
Зубчатость	Как правило, не более 15 пар зубцов, иногда 16—18. Зубцы сильно неравнобокие	Как правило, более 15 пар зубцов, часто свыше 20. Зубцы обычно примерно равнобокие
Жилкование	Крупные боковые жилки отходят от главной дугообразно и в средней части листа параллельны ей	Крупные боковые жилки в средней части листа непараллельны главной

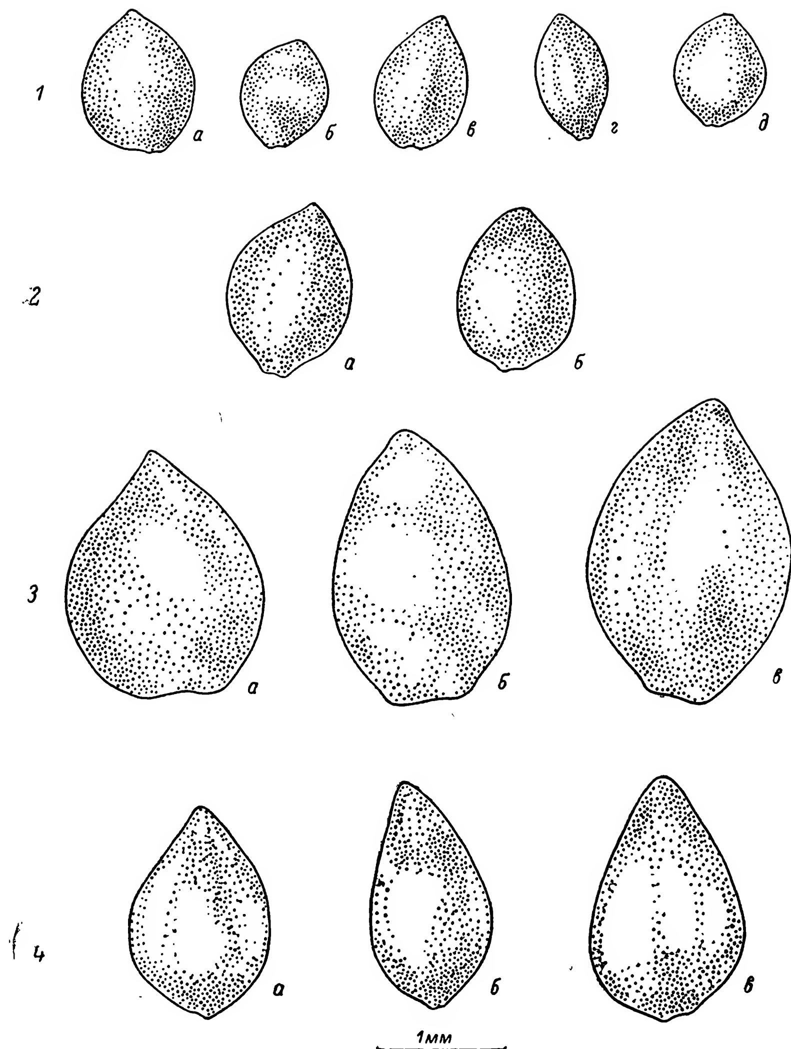


Рис. 2. Форма плодов.

1 — Urtica angustifolia, 2 — U. platyphylla, 3 — U. cannabina, 4 — U. laetevirens.

По отмеченным признакам виды отчетливо разграничиваются, когда мы имеем дело с хорошо развитыми растениями высотой не менее 0.5 м. Слаборазвитые, а также поврежденные особи разграничивать труднее. Нелегко также различить *U. angustifolia* и *U. dioica* ранней весной, по первым настоящим листьям.

Распространение *U. angustifolia* (рис. 3) позволяет отнести его к восточноангарским видам (Толмачев, 1959), т. е. к видам, распространенным преимущественно в восточной части Восточной Сибири и в материковых районах Дальнего Востока. На юго-востоке ареал этого вида выклинивается и доходит до центральной Тувы, верхнего течения р. Уды на крайнем юге Иркутской обл. и, возможно, до Алтая, откуда известно одно изолированное местонахождение (Томская губ., Бийский у., Паньшина (MW)). Северо-западный предел распространения установить затруднительно из-за отсутствия данных; можно лишь отметить, что отдельные местонахождения известны из среднего течения р. Нижней Тунгуски (Красноярский край, Эвенкийский округ, окр. пос. Тура, 8 VII 1935, В. Нащокин (TK); долина р. Нижней Тунгуски, заброшенная фактория в 1 км выше устья р. Таймура, 27 VIII 1935, Н. Н. Граков (TK)). На крайнем северо-востоке страны *U. angustifolia* доходит до среднего течения р. Анадырь; на Сахалине распространен севернее перешейка Поясок. С Кам-

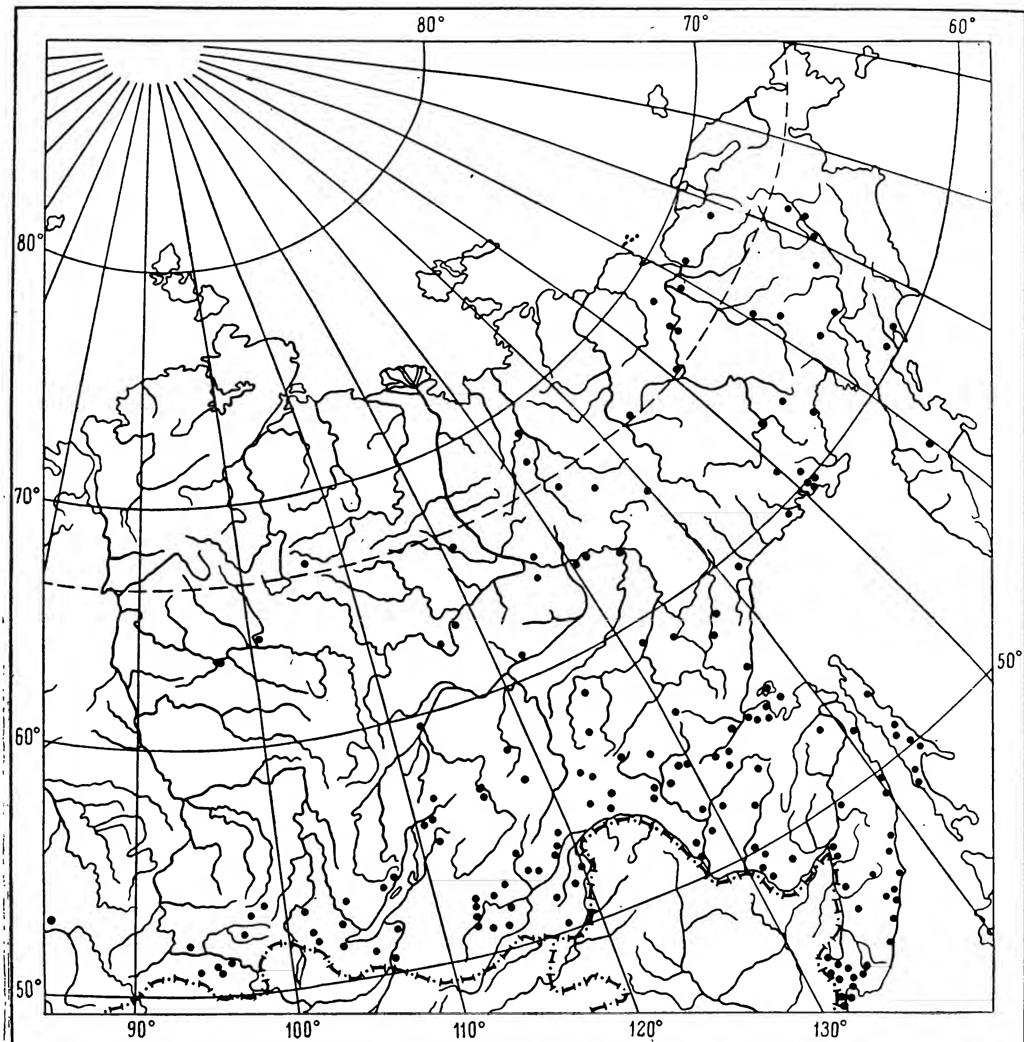


Рис. 3. Распространение *Urtica angustifolia* в СССР.

чатки нам известны местонахождения этого вида только из бассейна р. Седанки (Камчатка, верховья р. Седанки, 10 VIII 1929, П. Г. Новограбленов (LE); Камчатка, перевал Седанка—Еловка, лавовый поток, 11 VIII 1929 — anon. (VLA)). Hultén (1929) и Комаров (1929) приводят для Камчатки *U. angustifolia* «между Тигилем и Седанкой, 22 VI 1909, Безайс». Исследование этого экземпляра, хранящегося в Гербарии БИНа, показало, что он относится к *U. platyphylla*, а не к *U. angustifolia*.

Л. М. Черепнин (1961) отмечает, что на юге Красноярского края *U. dioica* var. *angustifolia* встречается «в тех же местах, где и типичная форма, и не реже ее». Мы не исключаем возможности встретить *U. angustifolia* на самом юге Красноярского края, но вряд ли этот вид встречается там столь часто. По крайней мере гербарным материалом это не подтверждается.

Г. В. Буданова (1976) ограничивает район распространения *U. angustifolia* только Амурской обл., Приморским и Хабаровским краями, Камчаткой, Сахалином и Анадырско-Пенжинским районом. Мы не согласны с тем, что из ареала *U. angustifolia* исключены Читинская и Иркутская области, Бурятия, Тува и Якутия. О произрастании этого вида в указанных районах свидетельствуют как литературные данные (Ярмоленко, 1936, 1937; Перфильева, 1974; Бусик, 1979), так и многочисленные гербарные материалы.

Как уже отмечалось, ряд указаний о произрастании *U. angustifolia* в Западной Сибири, а также в европейской части СССР относится к *U. sondenii*. Назван-

ные виды хорошо различаются по тем же признакам, что и *U. dioica* и *U. angustifolia* (см. таблицу). В сомнительных случаях следует обращать основное внимание на жилкование: у *U. sondenii* в отличие от *U. angustifolia* крупные боковые жилки по крайней мере у верхних листьев в средней части листа не параллельны главной.

За пределами СССР *U. angustifolia* встречается в Японии, п-ове Корея (Ohwi, 1965), Северо-Восточном Китае (Kitagawa, 1979), Северной Монголии.

U. angustifolia не вполне однороден на протяжении своего ареала. На некоторые отличия японских растений от континентальных указывал К. И. Максимович (Maximowicz, 1877). J. Ohwi (1965) выделяет для Японии *U. angustifolia* var. *sikokiana* (Makino) Ohwi (=*U. sikokiano* (Makino) Makino, *U. dioica* var. *sikokiana* Makino). По первоописанию (Makino, 1909), *U. dioica* var. *sikokiana* не отличается от *U. angustifolia*, но для окончательного суждения о ранге этой формы необходимы специальные исследования японских растений.

По нашим наблюдениям, среди *U. angustifolia*, произрастающих на юге Приморского края (южнее р. Большая Уссурка), нередко встречаются растения с довольно сильно опушенной листовой пластинкой, особенно по ее нижней поверхности; севернее таких форм меньше, а в Забайкалье практически нет. Несмотря на некоторую географическую обособленность, мы не склонны выделять опушенные формы таксономически, так как они связаны многочисленными промежуточными формами с растущими в таких же экологических условиях неопушенными растениями. Вместе с тем мы не исключаем того, что после более подробных исследований в пределах *U. angustifolia* могут быть выделены локальные расы.

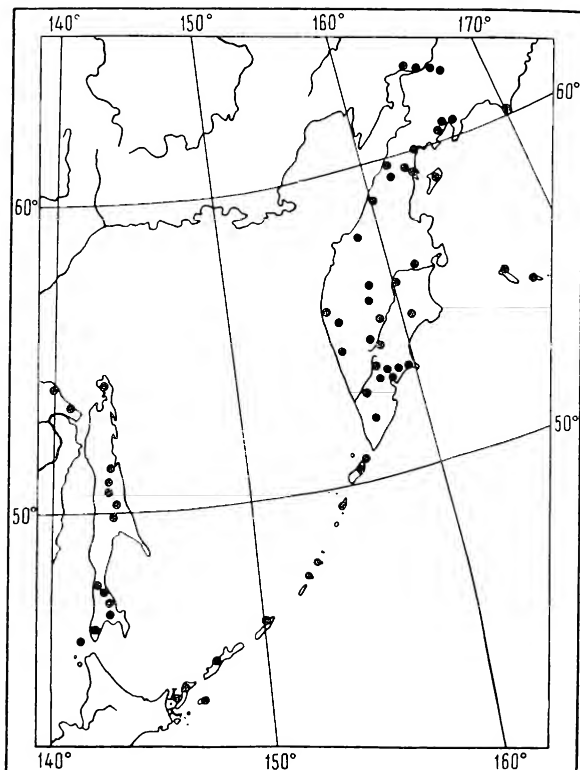
U. angustifolia встречается в лесах, особенно приречных, у выходов ключей, а также среди рудеральных растений; довольно требователен к влажности почвы.

Следующий из рассматриваемых видов, *U. platyphylla*, хорошо отличается от других представителей подсекции *Urtica* сросшимися прилистниками (полностью или по крайней мере на $^3/_4$) у всех листьев, как обычных побегов, так и силлептических. От *U. angustifolia* этот вид отличается также крупными широкими (длина превышает ширину не более чем в 2.5 раза) листьями; по форме листа его можно отличить и от *U. dioica*, так как у последнего листья яйцевидные или продолговато-яйцевидные, а у *U. platyphylla* — эллиптические или яйцевидно-эллиптические. Выделяется *U. platyphylla* и несколько более крупными, чем у других видов подсекции *Urtica*, эллиптическими плодами (рис. 2, *2*).

В первоописании (Weddell, 1856) указывалось, что *U. platyphylla* — однодомное растение; так же считал и Комаров (1929). Ярмоленко (1936), однако, отмечал, что этот вид — преимущественно двудомное растение. По нашим наблюдениям, *U. platyphylla* — двудомное растение, но у него чаще, чем у *U. dioica* и *U. angustifolia*, можно встретить однодомные формы.

U. platyphylla относится к типичным видам сахалино-японо-камчатского типа распространения (Толмачев, 1959), его ареал (рис. 4) включает весь о. Сахалин, о. Монерон, п-ов Камчатку до р. Пенжины и северного побережья Пенжинской губы на севере и п-ова Олюторского на востоке, Командорские и Курильские (известны гербарные экземпляры с островов Кунашир, Шикотан, Уруп, Итуруп, Онекотан, Кетой, Расшуа, Демина, Шумшу, Парамушир) острова, о. Хоккайдо и север о. Хонсю (Ohwi, 1965). Комаров (1923), Комаров и Клобукова-Алисова (1931) приводили *U. platyphylla* для Приморья, однако Ярмоленко (1936) считал, что его там нет. При просмотре гербарного материала мы нашли два экземпляра *U. platyphylla* из нижнего Приамурья: Хабаровский край, в 7 км севернее Николаевска-на-Амуре, урема, 23 VII 1965, № 12929, В. Н. Ворошилов (МНА); Охотское побережье, мыс Литке, берег лесного ручья, 23 VIII 1931, № 63, Д. П. Воробьев (LE). Как и другие виды подобного типа распространения, *U. platyphylla* в собственно материковой части встречается лишь в единичных местообитаниях по западному побережью Татарского пролива и Сахалинского залива. Что же касается указаний о произрастании *U. platyphylla* в Забайкалье (Бусик, 1979), то это, по нашему мнению, очень сомнительно.

Рис. 4. Распространение *Urtica platyphylla* в СССР.



U. platyphylla — это характерный элемент высокотравья, встречается в лесах, тальниках, иногда как рудеральное растение; более требователен к влаге, чем *U. angustifolia* и *U. dioica*.

По всему ареалу *U. platyphylla* довольно однороден. Лишь иногда на Сахалине встречаются формы с сильно опушенной листовой пластинкой, особенно по ее нижней поверхности (Сахалинская обл., Невельский р-н, пос. Кузнецово, высокотравье в долине р. Кузнецовки, 2 VIII 1950, С. Кравченко (LE); Insula Saghalin, litus occid. pr. Kussunai, 3 VII 1860, Brylkin (LE)). Мы отмечали такие формы в долине р. Еланьки (окрестности Южно-Сахалинска, Сусунайский хребет). Как и в случае с *U. angustifolia*, мы не склонны таксономически выделять опушенные формы *U. platyphylla*, так как они не обособлены экологически и связаны с неопушенными и слабоопушенными практически всеми возможными переходами.

Ареалы *U. platyphylla* и *U. angustifolia* частично перекрываются, что дает этим видам возможность гибридизировать. По-видимому, эта возможность реализуется, так как только из зоны перекрытия ареалов имеются промежуточные формы, происхождение которых трудно объяснить иначе, чем гибридизацией.

Наиболее характерные гибридные формы *U. angustifolia* × *U. platyphylla* встречаются в низовьях р. Пенжины и на побережье залива Корфа. В отличие от типичных *U. platyphylla* у этих растений прилистники срастаются менее чем на $^3/_4$, а на отдельных (но не на всех) узлах не срастаются вовсе. По форме листа такие особи сочетают признаки обоих видов. Отдельные формы более близки к *U. platyphylla* (северный берег Пенжинской губы, лощина близ рыбалки у с. Игачи, 31 VIII 1930, № 599, А. П. Саверкин (LE); северный берег Пенжинской губы, вблизи с. Ловаты, 31 VIII 1930, № 595, А. П. Саверкин (LE)), другие — к *U. angustifolia* (Камчатская обл., Корякский нац. окр., Олюторский р-н, залив Корфа, окрестности пос. Култушное, на обрывистом склоне к ручью на СВ склоне горы Пипивийхан, 9 VIII 1960, В. В. Василькова, В. А. Гаврилюк, А. Е. Катенин, В. Ф. Шамурин (LE); р. Ольховка — правый приток р. Пенжины на 27 км от фактории АКО, 15 VII 1930, № 126, А. П. Саверкин (LE)).

Вышеуказанные растения растения, по-видимому, представляют собой относительно недавнее гибридное потомство *U. platyphylla* и *U. angustifolia*. Кроме них, встречаются формы, которые можно вполне определенно отнести к *U. platyphylla*, но некоторые их признаки свидетельствуют о том, что на предков этих растений когда-то гибридное влияние оказал *U. angustifolia*. Например, у растения с Северного Сахалина (район Томаринска, пойма речки, 26 VIII 1946, № 153, Кравченко (LE)) все прилистники практически полностью сросшиеся, но плод по форме и размерам более близок к *U. angustifolia*, чем к *U. platyphylla*, на гибридное происхождение этого растения указывает и форма листа. Подобные случаи не единичны.

U. cannabina, который хорошо отличается трехрассеченными листьями, а также формой и размерами орешков (рис. 2, *3*), мы относим к особой подсекции *Cannabinae* Gelt. секции *Urtica* (Гельтман, 1982). Самые первые настоящие листья у этого растения цельные (Медведев, 1934). Рассеченность листьев — редкий признак в роде, и, по-видимому, вторичный.

Ареал *U. cannabina* в пределах СССР показан на рис. 5; этот вид распространен также в ряде районов Монголии и Китая. П. Ф. Медведев (1934) отмечал, что на север *U. cannabina* доходит до 56, а в Якутии — до 60° с. ш.; А. И. Кытманов (1894) собирал его в окрестностях г. Енисейска. Это растение встречается по берегам рек, а также на довольно сухих остепненных участках, у подножий скал, часто как рудеральное. *U. cannabina* довольно активно разносится человеком, главным образом по железным дорогам. На новых территориях он лишь иногда входит в состав местных флор, встречаясь как рудеральное растение в селениях, обычно же растет вблизи полотна железных дорог.

Секцию *Laetevirentes* Gelt. представляет в СССР *U. laetevirens*, встречающийся на юге Дальнего Востока. От представителей секции *Urtica* этот вид хорошо отличается в первую очередь признаками строения соцветий: их оси у *U. laetevirens* в отличие от представителей ранее рассмотренных видов, не ветвятся; соцветия с тычиночными цветками расположены выше соцветий с пестичными (у однодомных форм видов секции *Urtica*, как правило, наоборот). Кроме того, *U. laetevirens* выделяется формой листьев, цистолитов, а также формой и размерами орешков (рис. 2, *4*).

Следует также отметить некоторые особенности строения корневища у *U. laetevirens*. Если у представителей подсекции *Urtica* оно длинное, ползучее, с его помощью активно осуществляется вегетативное размножение, что приводит к появлению клонов, то у *U. laetevirens* — короткое (2—3 см), ломкое; вегетативное размножение для этого вида не характерно, он не образует клонов, всегда можно выделить отдельные особи. Каждая такая особь включает до 15 ортотропных побегов; отдельные побеги могут нести соцветия только одного пола, но в целом все растение всегда однодомное.

В СССР *U. laetevirens* распространен только в южной части Приморского края (рис. 6). Самые северные местонахождения относятся к долине р. Большая Уссурка (прежнее название — Иман): р. Иман, Приморская обл., Иманский у., Новопокровская вол., в 35 вер. от дер. Картун вверх по реке, 9 VIII 1913, № 127, З. Буянова (LE); Красноармейский р-н, окрестности с. Дерсу, 20 VIII 1978, О. Шкитова, (VLA). И. К. Шишкин (1930) отмечал, что в бассейне этой реки *U. laetevirens* встречается довольно часто. Есть основания считать, что в районе бассейна Большой Уссурки и проходит граница ареала этого вида, поскольку севернее он не обнаружен, несмотря на то что Приморский край довольно неплохо изучен флористически. *U. laetevirens* также встречается в Японии (Хоккайдо, Хонсю), на п-ове Корея и в Китае (Ohwi, 1965). Kitagawa (1979) приводит его для Северо-Китайского и Маньчжурского флористических районов Маньчжурии.

U. laetevirens — довольно обычное растение влажных широколиственных (особенно долинных) и хвойно-широколиственных лесов. Как рудеральное растение, по нашим наблюдениям, не встречается.

U. laetevirens и *U. angustifolia* — виды сходной экологии и часто растут рядом. В природе мы ни разу не встретили промежуточных форм, которые можно было бы считать результатом гибридизации. Лишь у одного гербарного экземпляра (Сихотэ-Алиньский заповедник, верховья р. Чиинка, 17 IX 1937, № 365, Б. Колесников (LE)) признаки листа можно считать промежуточными (соцветия не развиты).

К синонимам *U. laetevirens* мы вслед за В. Н. Ворошиловым (1966) и Kitagawa (1979) относим *U. cyanescens* Kom. Признаки, по которым был выделен *U. cyanescens* (Комаров, 1936): плотность соцветия, более крупные цветки, удлиненные листья, глубоко надрезанные зубцы, весьма варьируют у *U. laetevirens*. Что касается посинения при сушке, чем, согласно первоописанию, тоже отличается *U. cyanescens*, то оно отмечено у *U. laetevirens* вне связи с другими признаками и в немалой степени зависит от условий сушки (Ворошилов,

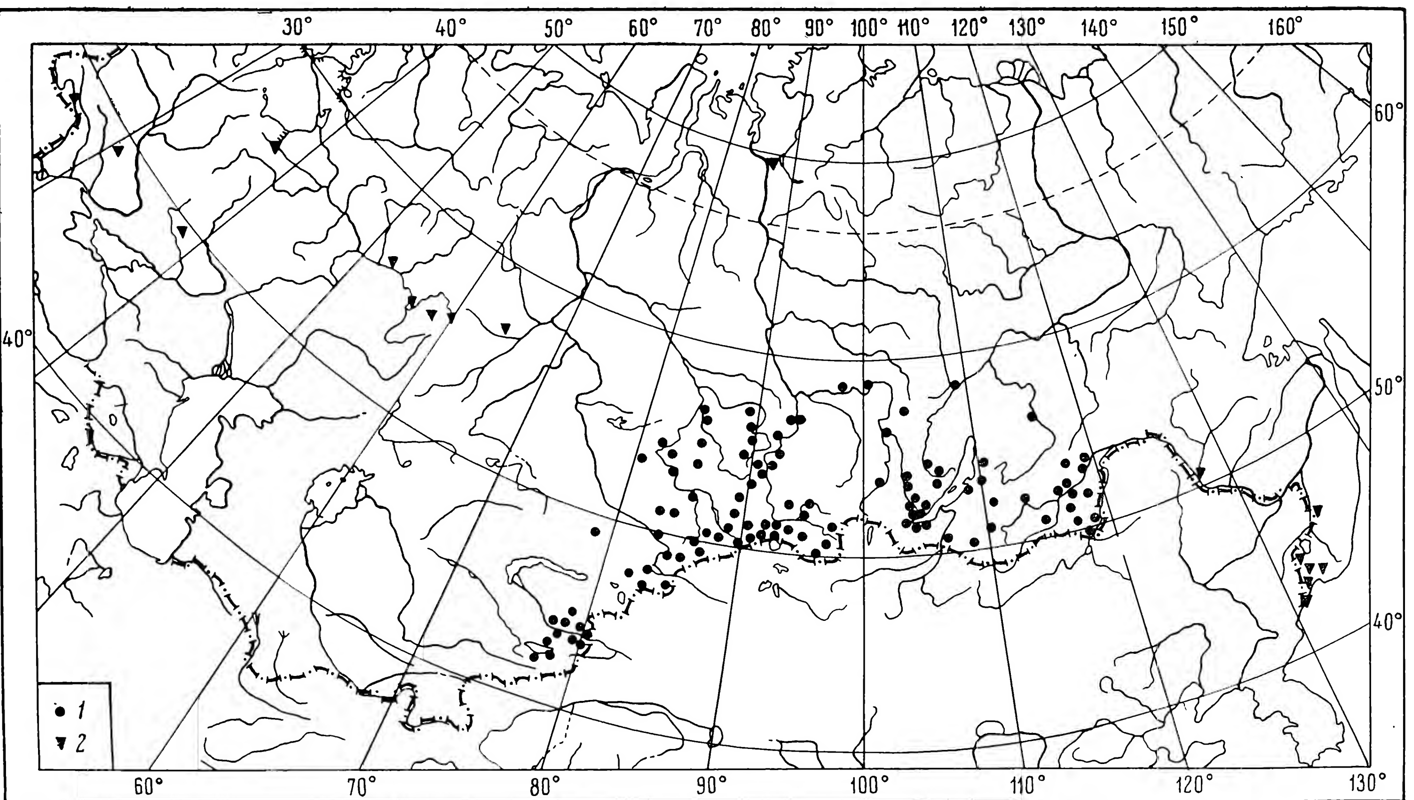


Рис. 5. Распространение *Urtica cannabina* в СССР.

1 — местонахождение в пределах ареала, *2* — заносное обитание.

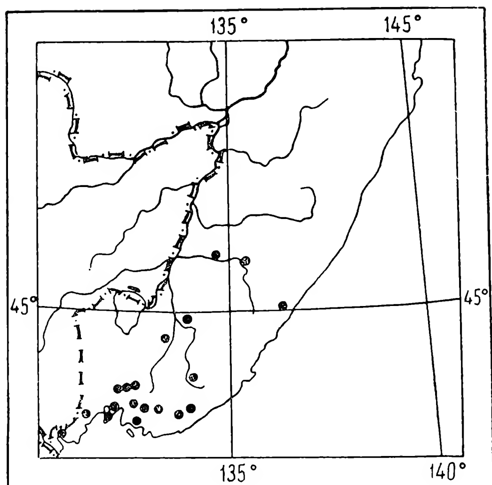


Рис. 6. Распространение *Urtica laetevirens* в СССР.

1966). В отношении двудомности *U. cyanescens* можно отметить, что у некоторых экземпляров из аутентичного материала есть как тычиночные, так и слаборазвитые пестичные цветки.

U. urens — единственный однолетник среди рассматриваемых видов, отнесен нами к особой секции *Urentes* Gelt. (Гельтман, 1982). Это растение встречается обычно как сорное, иногда как рудеральное, но не выносит сильного задернения почвы.

U. urens наиболее обычен в Европе. В настоящее время он разнесен человеком по всем обитаемым материкам, есть основания говорить о космополитном характере его распространения. Е. В. Дорогостайская (1972) считает его обычным сорным и рудеральным растением умеренной зоны. В Восточную Сибирь *U. urens* был занесен по крайней мере в первой половине прошлого века: Турчанинов (Turczaninow, 1856) приводил его для окрестностей Иркутска. На Дальнем Востоке (в Маньчжурии) *U. urens*, насколько нам известно, впервые был отмечен Комаровым (1903). Позже в литературе неоднократно указывалось на занос этого вида в различные районы Сибири и Дальнего Востока (Ярмоленко, 1936; Ворошилов, 1966; Воробьев, 1966, 1982; Перфильева, 1974; Бусик, 1979). Занесен этот вид и на острова: мы вместе с владивостокским ботаником Г. Ф. Яшенковой встретили его во время экскурсии по о. Путятина, еще ранее он был собран на Сахалине (Александровск, мусорные свалки у города, 12 VII 1927, В. Коржевин (LE)). Занесенные растения успешно растут и хорошо плодоносят, по своему развитию и экологии не отличаются от европейских.

В заключение приводим ключ для определения видов и систему рода *Urtica* для Восточной Сибири и Дальнего Востока СССР.

Urtica L. 1753, Sp. Pl. : 983; idem, 1754, Gen. Pl., ed. 5 : 423.

Травянистые однолетние или многолетние двудомные или однодомные растения, покрытые жгучими и простыми волосками. Листья простые, супротивные, на черешках, цельные или рассеченные, по краю зубчатые; жилкование пальматное (пальчатое), базальных жилок 3. Прилистники свободные или попарно сросшиеся. На верхней поверхности листа обычно заметны точечные или линейные цистолиты. Соцветия пазушные, тирсоидные, цветки однополые, с простым чашечковидным мелким околоцветником. У тычиночных цветков околоцветник рассечен на 4 одинаковых сегмента; тычинок 4, нити их согнуты, есть рудиментарная завязь. Околоцветник пестичных цветков четырехчленный, дорсальные (внутренние) его сегменты после цветения разрастаются и достигают размеров орешка, латеральные (наружные) почти не изменяются. Завязь верхняя, одногнездная, рыльце сидячее, кисточковидное, семяпочка ортотропная. Плод сжатый двояковыпуклый орешек. Семя повторяет форму орешка, семенная кожура тонкая, плотно прилегает к внутренней поверхности перикарпа. Зародыш прямой, крупный, окружен тонким слоем эндосперма.

Около 70 видов, широко распространенных главным образом в умеренных областях северного и южного полушарий, а также в горных системах тропиков.

Лектотип: *U. dioica* L. (Britton, Brown, 1913).

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Листья (кроме самых нижних) трехрассеченные, каждая доля в свою очередь перисто-рассеченная. Орешек 1.9—2.5 мм дл. . . . . *U. cannabina*.
+ Листья цельные, орешек до 2 мм дл. . . . . 2.

2. Однолетнее растение. Соцветия обоеполые, их оси короче или равны черешкам листьев. Орешек 1.5—2 мм дл. Листья эллиптические, на верхушке закругленные или коротко заостренные. . . . . *U. urens.*

+ Многолетние растения. Соцветия, как правило, однополые,[4] их оси длиннее черешков, по крайней мере у мужских соцветий. Орешек не более 1.7 мм дл. . . . . 3.

3. Однодомное растение. Оси соцветий неветвящиеся; в пазухах верхних листьев расположены длинные соцветия с тычиночными цветками, ниже — более короткие соцветия с пестичными цветками. Корневище короткое, ломкое. Листья ромбически-яйцевидные или округло-яйцевидные. Цистолиты линейные. Орешек с вытянутой заостренной верхушкой, 1.4—1.7 мм дл. . . . . *U. laetevirens.*

+ Преимущественно двудомные растения, иногда встречаются однодомные формы. Оси соцветий ветвящиеся, у однодомных форм, как правило, в пазухах верхних листьев расположены соцветия с пестичными цветками, ниже — с тычиночными. Корневище длинное, ползучее. Листья яйцевидные, продолговато-яйцевидные, эллиптические или яйцевидно-эллиптические. Цистолиты преимущественно округлые, редко линейные. Орешек до 1.4 мм дл., верхушка его заострена слабо. . . . . 4.

4. Прилистники супротивных листьев попарно сросшиеся по крайней мере на $^{3}/_{4}$. . . . . *U. platyphylla*

+ Прилистники свободные. . . . . 5.

5. Черешок в 4.5—10, до 15 раз короче пластинки листа, ширина ее в 3—5, до 10 раз меньше длины. Лист по краю, как правило, не более чем с 15 (иногда до 18) парами зубцов, обычно сильно неравнобокими, растянутыми по внешнему краю. Крупные боковые жилки отходят от главной дугообразно, в средней части листа параллельны ей. . . . *U. angustifolia.*

+ Черешок в 2—5 раз короче пластинки листа, ширина ее в 1.5—4 раза меньше длины. По краю листа, как правило, более 15 пар зубцов, часто их свыше 20, зубцы примерно равнобокие. Крупные боковые жилки в средней части листа не параллельны главной. . . . . 6.

6. Простых и жгучих волосков на листовой пластинке нет, на других частях растения они немногочисленны. Листья с округлым, усеченным, клиновидным, иногда слабосердцевидным основанием. Длина листовой пластинки по крайней мере в 2 раза превышает ширину. . . . *U. sondenii.*

+ Листовая пластинка покрыта или только простыми, или и простыми и жгучими волосками; если пластинка голая, то ее длина менее чем в 2 раза превышает ширину, основание ее глубокосердцевидное. . . . . . . 7.

7. Все надземные части растения густо опушены простыми волосками, жгучие немногочисленны, на листовой пластинке их нет. . . . *U. galeopsifolia.*

+ Растения с рассеянными простыми волосками; отдельные его органы (либо стебель, либо листья) иногда могут быть опушены более интенсивно. Число жгучих волосков варьирует. . . . . *U. dioica.*

Subgen. *Urtica.*
Sect. 1. *Urtica.*
Subsect. 1. *Urtica.*

1. *U. dioica* L. 1753, Sp. Pl. : 984. — *U. dioica* var. *latifolia* Ledeb. 1833, Fl. Alt. 4 : 240; idem, 1850, Fl. Ross. 3, 2 : 637. — *U. dioica* var. *vulgaris* Wedd. 1856, Arch. Mus. Hist. Nat. (Paris) 9 : 77; idem, 1869, in DC., Prodr. 16, 1 : 50. — *U. dioica* ssp. *eudioica* Domin, 1944, Čas. Čes. Lekarn. 57, 7—8 : 65, p.p. — *U. dioica* ssp. *eudioica* Sel. 1947, Svensk Bot. Tidskr. 41, 2 : 271.

2. *U. galeopsifolia* Wierzb. ex Opiz, 1825, Naturalientausch, 9 : 107; Лоначевский и Котов, 1952, Фл. УРСР, 4 : 165. — *U. dioica* var. *galeopsifolia* (Wierzb. ex Opiz) Kanitz ex Wedd. 1869, in DC., Prodr. 16, 1 : 51. — *U. dioica* ssp. *galeopsifolia* (Wierzb. ex Opiz) Chrtek, 1981, Čas. Nár. Mus. 150, 34 : 212.

---

[4] Иногда встречаются и обоеполые соцветия, но тогда на этом же растении есть и однополые.

3. *U. sondenii* (Simm.) Avror. 1956, Фл. Мурм. обл. 3 : 136. — *U. dioica* var. *sondenii* Simm. 1910, Fl. Veg. Kiruna : 78. — *U. dioica* var. *angustifolia* (Fisch. ex Hornem.) Ledeb. 1833, Fl. Alt. 4 : 241, p. p. quoad plantes; idem, 1850, Fl. Ross. 3, 2 : 637, p. p. — *U. dioica* ssp. *gracilis* (Ait.) Sel. 1947, Svensk Bot. Tidskr. 41, 2 : 271, p. p. — *U. dioica* ssp. *sondenii* (Simm.) Hyl. 1971, Ann. Bot. Fenn. 8, 1 : 46. — *U. gracilis* Ait. ssp. *sondenii* (Simm.) A. et D. Löve, 1975, Bot. Not. (Lund) 128, 4 : 505. — *U. angustifolia* auct. non Fisch. ex Hornem.: Перф. 1934, Фл. Сев. края, 2—3 : 52; Сочава, 1929, Журн. Русск. бот. общ. 14, 3 : 286.

4. *U. angustifolia* Fisch. ex Hornem. 1819, Suppl. Hort. Hafn. : 107. — *U. dioica* var. *angustifolia* (Fisch. ex Hornem.) Ledeb. 1833, Fl. Alt. 4 : 241, p. p. quoad nomen; idem, 1850, Fl. Ross. 3, 2 : 637, p. p. — ? *U. foliosa* Blume, 1852, Mus. Bot. Lugd. Bat. 2 : 142. — *U. dioica* var. *angustifolia* (Fisch. ex Hornem.) Turcz. 1856, Fl. Baic.-Dahur. 2, 2 : 90. — *U. dioica* ssp. *angustifolia* (Fisch. ex Hornem.) Domin, 1944, Čas. Čes. Lekarn. 52, 7—8 : 71.

5. *U. platyphylla* Wedd. 1856, Arch. Mus. Hist. Nat. (Paris) 9 : 98. — *U. dioica* var. *platyphylla* (Wedd.) Wedd. 1869, in DC., Prodr. 16, 1 : 51. — *U. takedana* Ohwi, 1932, Acta Phytotax. Geobot. (Kyoto) 1, 2 : 129. — *U. dioica* ssp. *platyphylla* (Wedd.) P. Medvedev, 1940, Культ. фл. СССР, 5 : 64. — *U. dioica* ssp. *platyphylla* (Wedd.) Domin, 1944, Čas. Čes. Lekarn. 57, 7—8 : 73.

Subsect. 2. *Cannabinae* Gelt.

6. *U. cannabina* L. Sp. Pl. : 984.

Sect. 2. *Laetevirentes* Gelt.

7. *U. laetevirens* Maxim. 1877, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 22 : 236. — *U. cyanescens* Kom. 1936, Фл. СССР, 5 : 714, 392. — *U. dioica* ssp. *laetevirens* (Maxim.) Domin et *U. dioica* ssp. *cyanescens* (Kom.) Domin, 1944, Čas. Čes. Lekarn. 57, 7—8 : 74, 72.

Sect. 3. *Urentes* Gelt.

8. *U. urens* L. 1753, Sp. Pl. : 984.

Автор благодарен своему руководителю И. А. Грудзинской за постоянную помощь в работе и многочисленные ценные советы.

ЛИТЕРАТУРА

Абдуллаева М. Н. (1971). Сем. Крапивные — *Urticaceae*. В кн.: Определитель растений Средней Азии, 2. Ташкент, Фан. — Аврорин Н. А. (1956). Сем. Крапивные — *Urticaceae*. В кн.: Флора Мурманской области, 3. М.; Л., Изд. АН СССР. — Белая Г. И. (1981). Сем. крапивные — *Urticaceae*. В кн.: Определитель сосудистых растений Камчатской области. М., Наука. — Буданова Г. В. (1976). *Urtica dioica* L. В кн.: Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР. М., Гл. упр. геодезии и картографии. — Бусик В. В. (1979). Сем. Крапивные — *Urticaceae*. В кн.: Флора Центральной Сибири, 1. Новосибирск, Наука. — Воробьев Д. П. (1966). Сем. Крапивные — *Urticaceae*. В кн.: Определитель растений Приморья и Приамурья. М.; Л., Наука. — Воробьев Д. П. (1982). Определитель сосудистых растений окрестностей Владивостока. Л., Наука. — Ворошилов В. Н. (1966). Флора советского Дальнего Востока. М., Наука. — Гельтман Д. В. (1982). Новые секции и подсекции рода *Urtica* (*Urticaceae*). Бот. ж., 67, 10. — Гудошников С. В. (1971). Сем. Крапивные — *Urticaceae*. В кн.: Флора Красноярского края, 5, 2. Томск, Изд. ТГУ. — Дорогостайская Е. В. (1972). Сорные растения Крайнего Севера СССР. Л., Наука. — Комаров В. Л. (1903). Флора Маньчжурии, 2, 1. Тр. Петерб. бот. сада, 22, 1. — Комаров В. Л. (1923). Растения Южно-Уссурийского края. Тр. Гл. бот. сада, 39, 1. — Комаров В. Л. (1929). Флора полуострова Камчатки, 2. Л., Изд. АН СССР. — Комаров В. Л. (1936). *Urtica cyanescens* sp. nov. В кн.: Флора СССР, 5. М.; Л., Изд. АН СССР. — Комаров В. Л., Клобукова-Алисова Е. Н. (1931). Определитель растений Дальневосточного края, 1. Л., Изд. АН СССР. — Крылов П. Н. (1930). Флора Западной Сибири. Томск, Изд. Бот. секц. Томск. общ. естеств. — Кытманов А. И. (1894). Материалы для флоры сосудистых растений Енисейского округа Енисейской губернии. Томск. — Медведев П. Ф. (1934). Крапивы СССР. Л., Изд. ВИР. — Перфильев И. А. (1934). Флора Северного края, 2—3. Архангельск, Севкрайгиз. — Перфильева В. И. (1974). Сем. Крапивные — *Urticaceae*. В кн.: Определитель высших растений Якутии. Новосибирск, Наука. — Попов М. Г. (1959). Флора Средней Сибири, 2. М.; Л., Изд. АН СССР. — Сочава В. Б. (1929). О происхождении ареала некоторых растений уральской флоры. Журн. Русск. бот. общ., 14, 3. — Толмачев А. И. (1959). О флоре острова Сахалина. М.; Л., Изд. АН СССР. — Толмачев А. И. (1966). Сем. Крапивные — *Urticaceae*. В кн.: Арктическая флора СССР, 5. М.; Л., Наука. — Хохряков А. П. (1981). Флора Магаданской области, 1. Препринт. Владивосток, ДВНЦ АН СССР. — Черепнин Л. М. (1961). Флора южной части Красноярского края, 3. Красноярск, кн. изд. — Черняева А. М. (1974). Сем. Крапивные —

Urticaceae. В кн.: Определитель высших растений Сахалина и Курильских островов. Л., Наука. — Шишкин И. К. (1930). Материалы к флоре бассейна р. Имана. Владивосток, Изд. Владивосток. отд. РГО. — Ярмоленко А. В. (1936). Сем. Крапивные — *Urticaceae*. В кн.: Флора СССР, 5. М.; Л., Изд. АН СССР. — Ярмоленко А. В. (1937). Сем. Крапивные — *Urticaceae*. В кн.: Флора Забайкалья, 3. М.; Л., Изд. АН СССР. — Atlas Florae Europaeae. (1976), 3. Helsinki. — Britton N. L., Brown H. A. (1913). Illustrated flora of the Northern United States, Canada and the British possessions, 1. N. Y. — Domin K. (1944). Monograficka studie o koprive dvoudome (*Urtica dioica* L.). Čas. Čes. Lekarn., 57, 7—8. — Fernald M. L. (1926). *Urtica gracilis* Ait. and some related North America species. Rhodora, 28, 334. — Hornemann J. W. (1819). Supplementum Horti botanici Hafniensis. Hafnia. — Hultén E. (1950). Atlas över växternas utbredning i norden. Stockholm. — Hultén E. (1958). The amphi-atlantic plants and their phytogeographical connections. Stockholm. — Kitagawa M. (1979). Neo-Lineamenta florae Manshuricae. Vaduz. — Ledebour C. F. (1833). Flora Altaica, 4. Berolini. — Ledebour C. F. (1850). Flora Rossica, 3, 2. Stuttgartia. — Makino T. (1909). Observation on the flora of Japan. Bot. Mag. (Tokyo), 23, 270. — Maximowicz C. J. (1877). Diagnoses plantarun novarum Japoniae et Mandshuriae. Decas vigesima. Bul. Acad. Sci. Pétersb., 22. — Ohwi J. (1965). Flora of Japan. Washington. — Selander S. (1947). *Urtica gracilis* Ait. in Fennoscandia. Svensk. Bot. Tidskr., 41, 2. — Trautvetter E. R., Meyer C. A. (1856). Florula Ochotensis phaenogama. In: Middendorf A. T. Reise in den Aussersten Norden und Osten Siberien, 1, 2. Botanic, 3. St.-Pétersb. — Turczaninow N. (1839). Catalogus plantarum in regionibus Baicalensis et in Dahuria sponte crescentium. Bul. Soc. Nat. Mosc., 11, 1. — Turczaninow N. (1856). Flora Baicalensi-Dahurica, 2, 2. M. — Weddell H.-A. (1856). Monographie de la famille de Urticees. Arch. Mus. Hist. Nat. (Paris), 9. — Weddell H.-A. (1869). *Urticaceae*. In: De Candolle A. P. Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis, 16, 1. Paris.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград

Получено 12 IV 1982.

УДК 582.998

А. А. Мулдашев

КРИТИЧЕСКИЙ ПЕРЕСМОТР РОДА *AJANIA* (*ASTERACEAE — ANTHEMIDEAE*)[1]

A. A. MULDASHEV. A CRITICAL REVIEW OF THE GENUS *AJANIA* (*ASTERACEAE—ANTHEMIDEAE*)

На основании изучения общей морфологии, строения пыльцевых зерен и анатомии семянок из рода *Ajania* исключаются 2 вида и включаются в него 10 видов, ранее относимых обычно к роду *Chrysanthemum*. Приводятся разграничительные признаки рода *Ajania* от близких родов *Dendranthema* и *Brachanthemum*. Предлагается новая система рода *Ajania*.

Род *Ajania* Poljak. был описан в 1955 г. П. П. Поляковым, который включил в него 14 видов, происходящих из Северо-Восточной, Восточной и Центральной Азии. Автор рода ошибочно сближал *Ajania* с родом *Artemisia* L. (Поляков, 1955, 1967). Для «Флоры СССР» род был обработан Н. Н. Цвелевым (1961), который пересмотрел видовой состав рода, а также впервые дал внутриродовую систему, разбив его на 5 рядов. Цвелев совершенно справедливо указал на ближайшее родство *Ajania* с родами *Dendranthema* (DC.) DesMoul. и *Brachanthemum* DC. В дальнейшем это родство было подтверждено и карполого-анатомическими данными (Мурадян, 1970; Меликян, Мурадян, 1975). Л. Г. Мурадян и А. П. Меликян изучили семянки двух видов рода *Ajania* и по одному виду из родов *Dendranthema* и *Brachanthemum*. Однако еще в 1963 г. В. Н. Ворошилов перевел вид *A. pallasiana* (Fisch. ex Bess.) Poljak., являющийся типом рода *Ajania*, в род *Dendranthema*, тем самым остальные виды первого рода формально были лишены научного названия. Позднее S. Kitamura (1978) выделил в роде *Dendranthema* секцию *Ajania* (Poljak. p. p.) Kitam., в которую, помимо вышеназ-

[1] В моей ранее опубликованной статье «Новые таксоны из рода *Ajania* (*Asteraceae—Anthemideae*)» (Бот. ж., 1982, № 11) имели место несколько незаконных новых названий таксонов (*Ajania mutellina* (Hand.-Mazz.) Muld. и др.), действительное обнародование (т. е. по всем номенклатурным правилам) которых помещается в настоящей статье. Такое досадное положение создалось из-за нарушения последовательности опубликования статей, которые были сданы в редакцию приблизительно в одно и то же время.

ванного вида, включил еще три вида из Японии. Однако, несмотря на перемещение типа рода *Ajania* в род *Dendranthema*, родовое название *Ajania* прочно утвердилось в научной литературе для всех остальных видов рода. С целью критического пересмотра видового состава и системы рода *Ajania*, устранения сложившегося номенклатурного противоречия, а также для сравнения некоторых представителей генетически близких к нему родов нами были предприняты детальные морфологические исследования, изучение анатомии семянок и частично строения пыльцевых зерен видов рода *Ajania*.

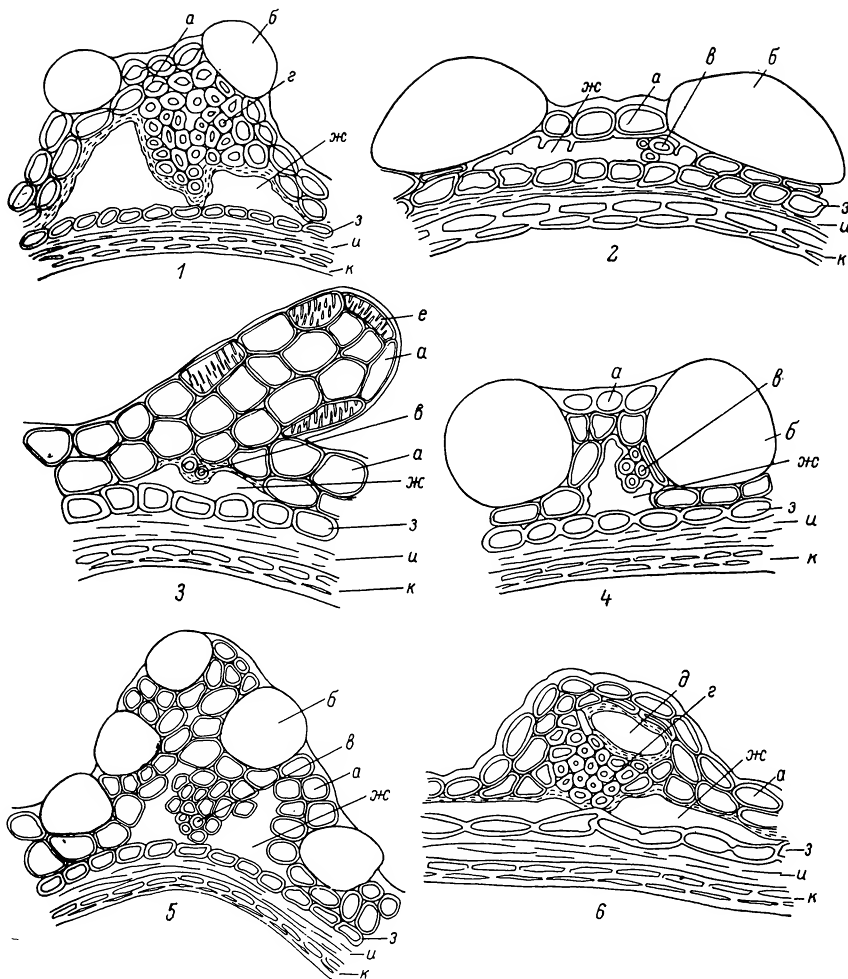
Вышеназванные исследования выявили следующее.

Вид из Китая (Юньнань) *Ajania junnanica* Poljak. по морфологическим признакам занимает как бы промежуточное положение между видами родов *Ajania* и *Artemisia*. Он имеет листья, формой и рассечением напоминающие листья видов подрода *Artemisia*, метельчато-щитковидные соцветия, пыльцевые зерна, сходные с таковыми видов рода *Artemisia* (3-бороздно-оровые, мелкие, эллипсоидальные, с очень мелкими и густо расположенными шипиками). В то же время по строению генеративных органов, венчиков и корзинок он очень сходен с видами рода *Ajania*. *A. junnanica* подобен недавно описанному C. Shih (1978) монотипному тибетскому роду *Ajanopsis* Shih, однако от него хорошо отличается рядом существенных признаков. Мы видели только один типовой экземпляр (5 растений без зрелых семянок) *Ajania junnanica*, поэтому наш перевод этого вида в род *Artemisia* (subgen. *Artemisia*) может оказаться недостаточно обоснованным. Однако совершенно ясно, что этот вид не может оставаться в роде *Ajania*: *Artemisia junnanica* (Poljak.) Muld. comb. nov. — *Ajania junnanica* Poljak. 1955, Бот. мат. (Ленинград) 17 : 424, рис. 4.

Из рода *Ajania* мы также исключаем алайский вид *A. kokanica* (Krasch.) Tzvel., который резко отличается от всех видов этого рода по ряду признаков. Почти единственным существенным признаком, сближающим его с видами рода *Ajania*, является отсутствие паппуса у семянок. Однако по анатомии семянок (см. рисунок, *1*) он относится к совершенно иному типу. Сравнение наших данных по анатомии семянок этого вида с подобными данными Меликяна и Мурадян (1975) по *Xylanthemum fischeri* (Aitch. et Hemsl.) Tzvel. показало почти полную их идентичность. Кроме того, семянки дисковых цветков *Ajania kokanica* имеют обычно 6 сосудистых пучков и соответственно столько же ребер, в то время как у видов рода *Ajania* их всегда 5. По морфологическим признакам (форма обертки и ее листочков, листьев, венчика и т. д.) этот вид наиболее близок к роду *Tanacetum* L., но по наличию ослизняющихся клеток на семянках и их расположению (ослизняющиеся клетки не образуют ровных рядов вдоль семянки) показывает определенную связь и с родом *Pyrethrum* Zinn. Мы все же довольно условно сохраняем его в роде *Tanacetum*, в пределах которого он и был описан первоначально, до окончательного выяснения таксономических отношений между родами *Tanacetum*, *Pyrethrum* и *Xylanthemum*.

Изучение гербарных материалов выявило, что ряд видов, произрастающих в основном в Северо-Западном и Юго-Западном Китае, первоначально описанных как представители родов *Chrysanthemum* или *Tanacetum*, несомненно принадлежат к роду *Ajania*. К ним относятся следующие 10 видов: *Tanacetum adenanthum* Diels, *T. aureoglobosum* W. W. Smith et Farr., *T. elegantulum* W. W. Smith, *T. oresbium* W. W. Smith, *T. mutellina* Hand.-Mazz., *T. nematolobum* Hand.-Mazz., *T. nubigenum* Wall. ex DC., *Chrysanthemum brevilobum* Franch. ex Hand.-Mazz., *Ch. rupestre* Matsum. et Koidz., *Ch. remotipinnum* Hand.-Mazz.

Исходной и наиболее близкой к роду *Dendranthema* является восточноазиатская группа видов (*Ajania pallasiana*, *A. rupestris* (Matsum. et Koidz.) Muld., *A. breviloba* (Franch. ex Hand.-Mazz.) Muld. и др.), имеющих наиболее мезофильный облик в роде *Ajania*. Это, как правило, многолетние травы с голыми или рассеянно опушенными сверху листьями, которые рассечены заметно слабее, чем у видов центральноазиатской группы. Эти виды приурочены к более или менее сухим местообитаниям (каменистые склоны, скалы и высокогорные степи), но всегда в той или иной степени с муссонным климатом. С видами рода *Dendranthema* их сближает также строение венчика обоеполых цветков, который у них узкоконический со слабым расширением трубки в верхней части, обычно с прямыми зубцами.



1 — *Ajania kokanica*, *2* — *A. achilleoides*, *3* — *A. trilobata*, *4* — *Dendranthema japonicum*, *5* — *Brachanthemum gobicum*, *6* — *Hippolytia darwasica*. *а* — эпидермальная клетка перикарпия, *б* — ослизняющаяся клетка, *в* — проводящий пучок, *г* — пучок механической ткани, *д* — эфирномасляный канал, *е* — гидроцит, *ж* — воздушная полость в перикарпии, *з* — эпидермальные клетки спермодермы, *и* — паренхима спермодермы, *к* — остатки эндосперма.

Восточноазиатская группа видов генетически неразрывно связана с центральноазиатской группой видов, которые являются ярко выраженными ксерофитами. Это приземистые полукустарнички с мощными каудексами, покрытые густым серебристо-серым опушением и имеющие обычно сильно рассеченные и толстоватые листья. Во «Флоре СССР» Цвелев (1961) центральноазиатские виды, встречающиеся на территории СССР, на основании изучения морфологических признаков разбил на две серии: *Fruticulosae* Tzvel. (*Ajania fruticulosa* (Ledeb.) Poljak. и др.) и *Tibeticae* Tzvel. (*A. tibetica* (Hook. fil. et Thoms.) Tzvel. и др.). Однако изучение семянок этих видов показало, что различия в морфологии и анатомии довольно значительны и эти две группы видов заслуживают по крайней мере секционного ранга. Семянки видов ряда *Fruticulosae* (3 вида), а также видов *A. achilleoides* (Turcz.) Poljak. ex Grub. и *A. trifida* (Turcz.) Muld. по анатомической структуре относятся к одному типу и практически не различимы между собой (см. рисунок, *2*). К этому же типу относятся семянки изученных нами восточноазиатских видов *A. pallasiana*, *A. rupestris* и *A. remotipinnum* (Hand.-Mazz.) Muld., которые все же немного отличаются в среднем меньшим числом ослизняющихся клеток (14—22 против 18—30) на поперечном срезе семянки и несколько бо́льшим числом сосудов в пучках (4—9 против 1—4). Однако эти различия нуждаются в проверке на более массовом, чем имели мы,

материале. Семянки видов серии *Tibeticae* по анатомической структуре относятся к совершенно иному типу (см. рисунок, *3*), хотя и сохраняют общий с предыдущим типом принцип строения. Для обоих типов характерны отсутствие склеренхимных клеток, эфирномасляных каналов, ранняя облитерация спермодермы (за исключением ее эпидермы) и внутренних слоев перикарпия, тонкий перикарпий (2—3 слоя клеток) в межреберных участках, сосудистые пучки с малым числом сосудов и т. д. Принципиальными отличиями в строении семянок видов серии *Tibeticae* и остальных видов рода являются хорошо выраженные ребра, отсутствие ослизняющихся и наличие гидроцитных клеток в перикарпии. Семянки *A. trilobata* Poljak. и *A. scharnhorstii* (Regel et Schmalh.) Tzvel. по морфологическому и анатомическому строению практически не различимы между собой, а от семянок *A. tibetica* хорошо отличаются значительно лучше выраженными ребрами и всегда одревесневшими гидроцитными клетками в зрелых семянках. У первых двух видов все пять ребер хорошо выражены (часто крыловидные), гидроцитные клетки крупные, продолговатые, с отчетливыми утолщениями, в то время как у *A. tibetica* из 5 ребер только одно (брюшное) бывает крыловидным, гидроцитные клетки мелкие, овальные, с плохо заметными утолщениями.

Учитывая существенные различия в форме венчика дисковых цветков, жизненных формах, а также в морфологии и анатомии семянок, восточноазиатскую группу видов, серию *Tibeticae* и серию *Fruticulosae* мы принимаем в ранге отдельных секций. В отдельные монотипные секции мы также выделяем очень своеобразный вид *A. potaninii* (Krasch.) Poljak. из китайских провинций Ганьсу и Сычуань, отличающийся от всех видов рода *Ajania* рядом существенных признаков (полукустарник, почти цилиндрические венчики дисковых цветков, метельчато-щитковидные соцветия и т. д.), и вид *A. trifida* из Монголии, который имеет не характерные для рода цилиндрические, часто гомогамные корзинки. По анатомическому и морфологическому строению семянок указанные виды не отличимы от видов восточноазиатской группы и серии *Fruticulosae*.

Как показали Меликян и Мурадян (1975), семянки рода *Ajania* по анатомической структуре наиболее близки к таковым родов *Dendranthema* и *Brachanthemum*. Наши исследования на более обширном материале (изучены семянки *Chrysanthemum chalchingolicum* Grub., *Dendranthema ornatum* (Hemsl.) Kitam., *D. japonicum* (Makino) Kitam. — см. рисунок, *4*, и *Brachanthemum gobicum* Krasch. — см. рисунок, *5*) подтверждают это. К уже отмеченным в литературе (Мурадян, 1968, 1970; Меликян, Мурадян, 1975) различиям между семянками этих родов мы можем добавить следующее. Ослизняющиеся клетки семянок видов рода *Ajania* крупные, сжатояйцевидной формы, располагаются среди обычных эпидермальных клеток, т. е. в экзокарпии, и сильно выдаются за них наружу; таковые родов *Dendranthema* и *Brachanthemum* имеют меньшие размеры и другую форму (обычно более или менее округлые или овальные) и являются частью мезокарпия и лишь небольшой своей частью располагаются в экзокарпии.

Указание Цвелева (1961) на близость рода *Hippolytia* Poljak. к родам *Ajania* и *Dendranthema*, видимо, следует пересмотреть. Изученные нами семянки вида *Hippolytia darwasica* (C. Winkl.) Poljak. по анатомическому строению (см. рисунок, *6*) резко отличаются от таковых вышеназванных родов (выраженные ребра, наличие эфирномасляных каналов, отсутствие ослизняющихся и гидроцитных клеток и т. д.) и показывают большое сходство с семянками родов *Tanacetum* и *Pyrethrum*.

Род *Ajania* от самого близкого к нему рода *Dendranthema*, кроме указанных выше различий в анатомии семянок и в строении венчиков, отчетливо отличается по составу цветков в корзинках. Между краевыми язычковыми цветками рода *Dendranthema* и трубчатыми женскими цветками рода *Ajania* нет никакой генетической преемственности, какая, например, наблюдается в роде *Tanacetum* в результате различной степени редукции язычков у краевых цветков (Цвелев, 1961). Обнаруженные П. Мырзакуловым (1970) и нами стаминодии в краевых женских цветках у некоторых видов рода *Ajania* доказывают их происхождение из двуполых дисковых. Следовательно, между видами родов *Dendranthema* и *Ajania* находились предковые формы с гомогамными дисковидными корзин-

ками, которые в настоящее время почти полностью элиминировали. Кроме того, виды рода *Ajania* в большинстве случаев хорошо отличаются от видов рода *Dendranthema* рядом существенных признаков, таких, например, как форма и размеры цветоложа и обертки, характер опушения и строение волосков, жизненная форма и т. д. Эти роды также имеют достаточно очерченные ареалы, и если виды рода *Dendranthema* в основном произрастают в восточноазиатских областях, то виды рода *Ajania* за немногими исключениями распространены в Центральной Азии и непосредственно прилегающих к ней высокогорьях Юго-Западного Китая.

Мы согласны с мнением Ворошилова (1963) о близости *A. pallasiana* к видам рода *Dendranthema*, но этот вид еще теснее связан с другими видами рода *Ajania*, являющимися часто ксерофильными полынноподобными полукустарничками, которые по обсуждавшимся здесь признакам, а также по габитусу, экологии и биологии никак не могут рассматриваться в объеме рода *Dendranthema*. Да и вообще при более широком понимании границ рода в трибе *Anthemideae* объединение родов *Ajania* и *Dendranthema* теряет смысл, так как последний род также тесно связан с родом *Brachanthemum*, а именно через его секцию *Dendranthemopsis* Tzvel. (Цвелев, 1961), и поэтому возможно объединение только сразу всех этих трех родов, причем под приоритетным названием *Brachanthemum*. Такое объединение потребовало бы около сотни новых номенклатурных комбинаций, и род *Brachanthemum* s. l. по широте изменчивости всей совокупности признаков стал бы совершенно не сопоставимым с другими родами трибы *Anthemideae*, а также трудно отграничимым от них.

Система рода *Ajania*

Род *Ajania* Poljak. 1955, Бот. мат. (Ленинград), 17 : 419, p. p.

Тип рода: *A. pallasiana* (Fisch. ex Bess.) Poljak.

Sect. I. *Ajania*. — *Ajania* ser. *Pallasianae* Tzvel. 1961, Фл. СССР, 26 : 401, diagn. ross. — *Dendranthema* sect. *Ajania* (Poljak. p. p.) Kitam. 1978, Acta Phytotax. Geobot. 29, 6 : 168. — Herbae rhizomatosae, perennes, foliis 2—3 pinnatisectis. Involucra late campanulata vel hemisphaerica, 4—7 mm lata. Corollae florum disci anguste infundibuliformes vel anguste poculiformes, dentibus subrectis vel reflexis. Achenia vix costata, cellulis mucescentibus.

Тип секции: тип рода.

1. *A. pallasiana* (Fisch. ex Bess.) Poljak. 1955, Бот. мат. (Ленинград), 17: 420, рис. 1. — *Artemisia pallasiana* Fisch. ex Bess. 1834, Nouv. Mém. Soc. Nat. Moscou, 3 : 61.

Географическое распространение: советский Дальний Восток (Охотия, Амур, Приморье, Сахалин), Япония (о. Хонсю), п-ов Корея, Маньчжурия.

2. **A. rupestris (Matsum. et Koidz.) Muld. comb. nov.** — *Chrysanthemum rupestre* Matsum. et Koidz. 1910, Bot. Mag. Tokyo, 24 : 121.

Географическое распространение: Япония (о. Хонсю).

3. **A. remotipinna (Hand.-Mazz.) Muld. comb. nov.** — *Chrysanthemum remotipinnum* Hand.-Mazz. 1938, Acta Horti Gotoburg. 12 : 265.

Географическое распространение: Китай (Шаньси, Шеньси, Ганьсу).

4. **A. breviloba (Franch. ex Hand.-Mazz.) Muld. comb. nov.** — *Chrysanthemum brevilobum* Franch. ex Hand.-Mazz. 1936, Symb. Sin. 7 : 1112.

Географическое распространение: Китай (Юньнань).

5. **A. adenantha (Diels) Muld. comb. nov.** — *Tanacetum adenanthum* Diels, 1912, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 5 : 187.

Географическое распространение: Китай (Юньнань).

6. **A. mutellina (Hand.-Mazz.) Muld. comb. nov.** — *Tanacetum mutellina* Hand.-Mazz. 1924, Anzeig. Akad. Wiss. (Wien), 61 : 203.

Географическое распространение: Китай (Юньнань), Гималаи (Сикким).

7. *A. przewalskii* Poljak. 1955, Бот. мат. (Ленинград), 17 : 422, рис. 3.

Географическое распространение: Китай (Ганьсу).

8. **A. elegantula (W. W. Smith) Muld. comb. nov.** — *Tanacetum elegantulum* W. W. Smith, 1918, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 10 : 201.

Географическое распространение: Китай (Юньнань, Сычуань).

9. **A. nubigena (Wall. ex DC.) Muld. comb. nov.** — *Tanacetum nubigenum* Wall. ex DC. 1838, Prodr. 6 : 130.

Географическое распространение: Северо-Западные Гималаи.

10. *A. tenuifolia* (Jacq. ex Bess.) Tzvel. 1961, Фл. СССР, 26 : 411, in adnot. — *Artemisia tenuifolia* Jacq. ex Bess. 1836, Nouv. Mém Soc. Nat. Moscou, 9 : 61.

Географическое распространение: Северо-Западные Гималаи.

11. **A. oresbia (W. W. Smith) Muld. comb. nov.** — *Tanacetum oresbium* W. W. Smith, 1918, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 10 : 203.

Географическое распространение: Китай (Юньнань).

Sect. II. **Integrifoliae Muld. sect. nov.** — Suffrutices foliis integris lobatis. Involucra campanulata vel late campanulata, 2.5—3 mm in diam. Corollae florum disci anguste infundibuliformes, dentibus reflexis. Achenia vix costata, cellulis mucescentibus.

Тип секции: *A. potaninii* (Krasch.) Poljak.

12. *A. potaninii* (Krasch.) Poljak. 1955, Бот. мат. (Ленинград), 17 : 424, рис. 5, *а—ж.* — *Tanacetum potaninii* Krasch. 1929, Feddes Repert. 26 : 28, p. p., excl. var. *nanum* Krasch.

Географическое распространение: **Китай** (Ганьсу, Сычуань).

Sect. III. **Eremanthemum Muld. sect. nov.** — Suffruticuli foliis pinnati-vel palmatisectis vel integris lobatis. Involucra pro more late campanulata, 2.5—5 mm in diam. Corollae florum disci anguste poculiformes, dentibus reflexis. Achenia vix costata, cellulis mucescentibus.

Тип секции: *A. fruticulosa* (Ledeb.) Poljak.

Ser. 1. **Nanae Muld. ser. nov.** — Involucra 2.5—3.5 mm in diam. Corollae florum marginalium 3—4-dentatae. Indumentum e pilis bicuspidatis formatum. Folia integra, irregulariter 5—7-dentato-sinuata.

Тип серии: *A. nana* (Krasch.) Muld.

13. **A. nana (Krasch.) Muld. comb. nov.** — *Tanacetum potaninii* var. *nanum* Krasch. 1929, Feddes Repert. 26 : 28.

Географическое распространение: Китай (Сычуань).

Ser. 2. **Aureoglobosae Muld. ser. nov.** — Involucra 3—4 mm in diam. Corollae florum marginalium 4—5-dentatae, bilobae. Indumentum e pilis bicuspidatis formatum. Segmentula foliorum liniaria.

Тип серии: *A. aureoglobosa* (W. W. Smith et Farr.) Muld.

14. **A. aureoglobosa (W. W. Smith et Farr.) Muld. comb. nov.** — *Tanacetum aureoglobosum* W. W. Smith et Farr. 1916, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 9 : 133.

Географическое распространение: Китай (Ганьсу).

Ser. 3. **Nematolobae Muld. ser. nov.** — Involucra 3—4 mm in diam. Corollae florum marginalium inaequaliter 3—4-dentatae. Indumentum e pilis bicuspidatis et simplicibus formatum. Segmentula foliorum filiformia, subteretia.

Тип серии: *A. nematoloba* (Hand.-Mazz.) Muld.

15. **A. nematoloba (Hand.-Mazz.) Muld. comb. nov.** — *Chrysanthemum nematolobum* Hand.-Mazz. 1938, Acta Horti Gotoburg. 12 : 271.

Географическое распространение: Китай (Ганьсу).

Ser. 4. **Fruticulosae Muld. ser. nov.** — Ajania ser. *Fruticulosae* Tzvel. 1961, Фл. СССР, 26 : 405, diagn. ross. — Involucra 2.5—5.5 mm in diam. Corollae florum marginalium inaequaliter 3—5-dentatae, rarius incisae. Indumentum e pilis bicuspidatis formatum. Segmentula foliorum liniaria, oblanceolata vel obovata.

Тип серии: *A. fruticulosa* (Ledeb.) Poljak.

16. *A. fastigiata* (C. Winkl.) Poljak. 1955, Бот. мат. (Ленинград), 17 : 428. — *Artemisia fastigiata* C. Winkl. 1892, Acta Horti Petropol. 11, 2 : 373.

Географическое распространение: Средняя Азия (Западный, Центральный и Северный Тянь-Шань, Джунгарский Алатау, Памиро-

Алай: только Алайский хребет), Джунгария (хребты Борохоро, Халыктау).

17. *A. achilleoides* (Turcz.) Poljak. ex Grub. 1972, Нов. сист. высш. раст. 9 : 296. — *Artemisia achilleoides* Turcz. 1832, Bull. Soc. Nat. Moscou, 5 : 195.

Географическое распространение: Монголия (Монгольский и Гобийский Алтай, Средняя Халха, Восточная Гоби), Китай (Суйюань).

18. *A. fruticulosa* (Ledeb.) Poljak. 1955, Бот. мат. (Ленинград), 17 : 428. — *Tanacetum fruticulosum* Ledeb. 1829, Ic. Pl. Fl. Ross. 1 : 10, tab. 38.

Географическое распространение: Западная Сибирь (юг Павлодарской обл.), Алтай (Нарымский хребет), Казахстан (Казахский мелкосопочник, Тарбагатай), Монголия (Монгольский и Гобийский Алтай, Котловина Больших озер, Гоби, Средняя Халха), Джунгария, Кашгария (Куньлунь), Внутренняя Монголия.

19. *A. gracilis* (Hook. fil. et Thoms.) Poljak. 1961, Фл. СССР, 26 : 407. — *Tanacetum gracile* Hook. fil. et Thoms. 1882, in Hook. fil., Fl. Brit. Ind. 3 : 318.

Географическое распространение: Средняя Азия (Восточный Памир), Китай (Западный Куньлунь, Западный Тибет), Каракорум, Афганистан (вост. часть), Пакистан (сев.-вост. часть).

Sect. IV. **Trifidae Muld. sect. nov.** — Suffruticuli foliis pro more trilobatis vel trilaciniatis. Calathidia homogama vel heterogama. Involucra cylindrica vel anguste campanulata, 3.5—4.2 mm in diam. Corollae florum disci anguste poculiformes, dentibus subreflexis. Achenia vix costata, cellulis mucescentibus.

Тип секции: *A. trifida* (Turcz.) Muld.

20. **A. trifida (Turcz.) Muld. comb. nov.** — *Artemisia trifida* Turcz. 1832, Bull. Soc. Nat. Moscou, 5 : 196.

Географическое распространение: Монголия (Долина Озер, Восточная Гоби), Китай (Внутренняя Монголия).

Sect. V. **Cryanthemum Muld. sect. nov.** — *Ajania* ser. *Tibeticae* Tzvel. 1961, Фл. СССР, 26 : 408, diagn. ross. — Suffruticuli humiles, foliis pro more pinnatipartitis. Involucra hemisphaerica vel late campanulata, 5—12 mm in diam. Corollae florum disci anguste poculiformes, dentibus reflexis. Achenia plerumque plus minusve conspicue costata, cellulis mucescentibus nullis.

Тип секции: *A. tibetica* (Hook. fil. et Thoms.) Tzvel.

21. *A. tibetica* (Hook. fil. et Thoms.) Tzvel. 1961, Фл. СССР, 26 : 410. — *Tanacetum tibeticum* Hook. fil. et Thoms. 1876, in Clarke, Comp. Ind. : 154.

Географическое распространение: Средняя Азия: Памиро-Алай (Памир и Заалайский хребет), Китай (Куньлунь, Тибет), Каракорум.

22. *A. scharnhorstii* (Regel et Schmalh.) Tzvel. 1961, Фл. СССР, 26 : 409, табл. XVIII, рис. 1. — *Tanacetum scharnhorstii* Regel et Schmalh. 1878, Acta Horti Petropol. 5, 2 : 620.

Географическое распространение: Средняя Азия (Центральный Тянь-Шань), Китай (Джунгария: Богдошаньский хребет).

23. *A. trilobata* Poljak. 1961, Фл. СССР, 26 : 880, 409.

Географическое распространение: Средняя Азия (Центральный Тянь-Шань).

ЛИТЕРАТУРА

Ворошилов В. Н. (1963). К флоре советского Дальнего Востока. (Дополнение III). Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 49. — Меликян А. П., Мурадян Л. Г. (1975). Основные направления эволюции перикарпия и спермодермы в подтрибе *Chrysantheminae* (*Asteraceae*). Бот. ж., 60, 8. — Мурадян Л. Г. (1968). Анатомия плода представителей родов *Cancrinia*, *Dendranthema*, *Spathipappus* и *Trichanthemis* в связи с их систематикой. Биол. ж. Арм., 21, 10. — Мурадян Л. Г. (1970). Сравнительная анатомия семянок представителей подтрибы *Chrysantheminae* семейства *Asteraceae* в связи с их систематикой и филогенией. Автореф. канд. дис. Ереван. — Мырзакулов П. (1970). Критический обзор некоторых родов семейства сложноцветных флоры Казахстана. Автореф. канд. дис. Алма-Ата. — Поляков П. П. (1955). Два новых рода сем. сложноцветных. Бот. мат. (Ленинград), 17. — Поляков П. П. (1967). Систематика и происхождение сложноцветных. Алма-Ата, Наука. — Цвелев Н. Н. (1961). Роды Аяния — *Ajania* Poljak. и Ипполития — *Hippolytia* Poljak. В кн.: Флора СССР, 26. М.; Л., Изд. АН СССР. — Kita-

m u r a S. (1978). *Dendranthema* et *Nipponanthemum*. Acta Phytotax. Geobot., 29, 6. — S h i h C. (1978). *Ajanopsis* Shih, genus novum familiae compositarum sinensium. Acta Phytotax. Sin., 16, 2.

Институт биологии
Башкирского филиала АН СССР,
Уфа.

Получено 24 X 1980.

УДК 581.4 : 574.9 : 582.669.2

В. А. Шулц

О МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЯХ И ГЕОГРАФИЧЕСКОМ РАСПРОСТРАНЕНИИ РОДА *PSEUDOSAPONARIA* (*CARYOPHYLLACEAE*)

V. A. SHULTZ. ON THE MORPHOLOGICAL PECULIARITIES AND GEOGRAPHICAL DISTRIBUTION OF THE GENUS *PSEUDOSAPONARIA* (*CARYOPHYLLACEAE*)

Рассматриваются морфологические особенности и географическое распространение *Pseudosaponaria pilosa* — представителя монотипного рода *Pseudosaponaria*, подтверждается самостоятельность этого рода, приводятся уточненные описания рода и вида.

Прошло почти 200 лет с того времени, когда растение, описанное впервые под названием *Gypsophila pilosa* Huds. и стоящее особняком в роде *Gypsophila* L., привлекло внимание систематиков. Уже C. Moench (1794) выделил его в особый род *Hagenia* Moench, дав ему название *H. filiformis* Moench, которое оказалось синонимом *Gypsophila pilosa*. Он отграничил свой род от рода *Saponaria* L. на основании различий в форме чашечки и лепестков венчика, а также отсутствия придатков при основании пластинки отгиба лепестков. Однако последующие авторы не признали самостоятельность рода *Hagenia*, а приняли его лишь в ранге секции или подрода рода *Gypsophila*.

Некоторые ботаники (Linnaeus, 1768, 1771; Seringe, 1824) относили рассматриваемый вид к родам *Silene* L. или *Saponaria*. P. Ascherson и P. Graebner (1929), сохраняя этот вид в роде *Gypsophila*, отмечали его сходство с родом *Saponaria* по форме лепестков. Недавно С. С. Иконников (1979) вновь выделил *Gypsophila pilosa* в самостоятельный род, предложив для него новое название *Pseudosaponaria* (F. Williams) Ikonn. взамен незаконного позднего омонима *Hagenia* Moench.

Многократные изменения таксономического положения *Gypsophila pilosa* свидетельствуют об отсутствии в прошлом ясного представления о диагностических признаках вышеперечисленных родов. В настоящее время, когда более или менее разработана система сем. *Caryophyllaceae* Juss. и выявлены признаки родового ранга, никоим образом нельзя согласиться с отнесением этого вида ни к родам *Gypsophila* и *Saponaria*, ни тем более к роду *Silene*. Тщательное критическое изучение морфологии генеративных органов и пыльцевых зерен *Gypsophila pilosa* убедило нас в правомочности выделения этого вида в отдельный род *Pseudosaponaria*, распространенный в странах Ближнего и Среднего Востока, Южном Закавказье и на крайнем юге Средней Азии.

Общим признаком, отличающим род *Pseudosaponaria* от родов *Saponaria*, *Silene* и *Gypsophila*, является своеобразное соцветие (тирс), цветки которого располагаются на длинных нитевидных цветоножках, при плодах сдвигающихся в бок от развилин соцветия. По этом признаку Иконников (1979 : 145) сближает первый род с родом *Dichoglottis* Fisch. et C. A. Mey.

Род *Pseudosaponaria* отличается от рода *Saponaria*, кроме особенностей строения соцветия, широкояйцевидной (а не цилиндрической) формой коробочки с длиной, равной ширине или немного превышающей ее, отсутствием крыловидных выростов на ноготке и придатков при основании пластинки отгиба лепест-

ков, узколопатчато-продолговатым или узко-обратнояйцевидным (а не линейным или длинноклиновидным) ноготком лепестков. Отсутствие комиссуральных жилок на чашечке и наличие двух (а не 3—5) столбиков четко отграничивают род *Pseudosaponaria* от рода *Silene*. Эти признаки, как известно, определяют принадлежность рода *Silene* к трибе *Lychnideae*, а не к трибе *Diantheae*, к которой без всякого сомнения должен быть отнесен изученный нами род. Кроме того, род *Pseudosaponaria* отличается от родов *Saponaria* и *Silene* иным типом вскрывания коробочки (4 створками, а не 4 зубчиками). Интересным признаком оказалась степень травянистости чашечки. Роды *Saponaria* и *Silene* имеют целиком травянистые чашечки, а роды *Pseudosaponaria* и *Gypsophila* — более или менее перепончатые. Однако в отличие от рода *Gypsophila* коробочка у рода *Pseudosaponaria* широкояйцевидной (а не колокольчатой) формы.

Обособленность рода *Pseudosaponaria* подтверждается также морфологией пыльцевых зерен. Пыльцевые зерна родов *Pseudosaponaria*, *Saponaria*, *Silene* и *Gypsophila* сфероидные, многопоровые, но у первого рода они относительно меньшего диаметра (2.8—3.6 мкм), с (6)12, а не 24 (*Silene*) и 8 (*Gypsophila*) порами. По числу пор род *Pseudosaponaria* наиболее близок к роду *Saponaria*, но хорошо отличается от него мелкосетчатой скрытой (а не крупноточечной или крупносетчатой) скульптурой пыльцевых зерен. У обоих родов обычны 12-поровые пыльцевые зерна, но если у рода *Saponaria* наряду с ними встречаются 10-поровые, то у рода *Pseudosaponaria* — только 6-поровые. В заключение приводим уточненные морфологические характеристики рода *Pseudosaponaria* и его единственного вида.

Pseudosaponaria (F. Williams) Ikonn. 1979, Новости сист. высш. раст. 15 : 144. — *Gypsophila* L. subgen. *Pseudosaponaria* F. Williams, 1889, Journ. Bot. (London) 27 : 322; Barkoudah, 1962, Wentia, 9 : 45, p. p. — *Hagenia* Moench, 1794, Meth. Pl. : 61, non J. F. Gmel. 1791, Syst. Nat. 2 : 613. — *Gypsophila* L. sect. *Hagenia* (Moench) A. Br. 1843, Flora (Regensb.) 23 : 383; Boiss. 1867, Fl. Or. 1 : 537, 557; Pax, 1889, in Engler und Prantl, Nat. Pflanzenfam. 3, 1b : 75; Aschers. und Graebn. 1929, Syn. Mitteleur. Fl. 5, 2 : 258; Parsa, 1951, Fl. Iran, 1 : 1019; Barkoudah and Chater, 1964, Fl. Europ. 1 : 184; Huber-Morath, 1967, in P. H. Davis, Fl. Turkey, 2 : 168. — *Gypsophila* L. subgen. *Hagenia* (Moench) Pax et K. Hoffm. 1934, in Engler und Prantl, Nat. Pflanzenfam., Aufl. 2, 16c : 353; Шишк. 1936, Фл. СССР, 6 : 776; Гроссг. 1945, Фл. Кавк., изд. 2-е, 3 : 274; Шишк. 1956, Фл. Арм. 2 : 177. — Ложномыльнянка.

Соцветие тирс, с цветками на длинных, тонких, во время плодоношения под чашечкой заметно утолщенных цветоножках. Цветки обоеполые, актиноморфные, 5-членные. Чашечка сростнолистная, перепончатая, 5-зубчатая, с бесцветными перепончатыми полосками, разделяющими ее почти до основания; чашелистики с 3 довольно четко выраженными жилками и неясными соединяющимися мелкими жилками между ними. Лепестки свободные, пластинка отгиба резко переходит в длинный ноготок от узколопатчато-продолговатой до узкообратнояйцевидной формы; крыловидные выросты на ноготке и придатки при основании пластинки отгиба отсутствуют. Тычинок 10, в двух кругах. Завязь верхняя, из двух плодолистиков, округлая, с центральной плацентацией, с 2 короткими столбиками. Плод одногнездная, многосемянная, широкояйцевидная коробочка, иногда с параллельными стенками, без карпофора, раскрывающаяся 4 створками. Однолетние травянистые растения с цельнокрайными супротивными листьями.

Т и п: *P. pilosa* (Huds.) Ikonn.

Pseudosaponaria pilosa (Huds.) Ikonn. 1979, цит. соч. : 145. — *Gypsophila pilosa* Huds. 1767, Philos. Trans. Roy. Soc. London (Biol.) 56 : 252; Barkoudah, 1962, l. c. : 151, p. p. excl. tab. 109; Brakoudah and Chater, 1964, l. c. : 184; Huber-Morath, 1967, l. c. : 149, 170; Бондар. 1971, Опред. раст. Ср. Азии, 2 : 294; Тахт. и Ан. Фед. 1972, Фл. Еревана, изд. 2-е : 79; Stewart, 1972, Annot. Cat. Vasc. Pl. West Pakist. : 244. — *Silene porrigens* Gouan ex L. 1768, Syst. Nat., ed. 12, 3 : 230; Gouan, 1773, Illustr. Observ. Bot. : 29. — *Saponaria porrigens* (Gouan ex L.) L. 1771, Mant. Pl. Alt. : 239; Ser. 1824, in DC., Prodr. 1 : 365. — *Hagenia filiformis* Moench, 1794, l. c. : 61. — *Gypsophila porrigens* (Gouan ex L.) Boiss. 1867, l. c. : 557; Pax, 1889, l. c. : 75; F. Williams, 1889, l. c. : 322;

О. и Б. Федч. 1909, Переч. раст. Туркест. 2 : 111; Aschers. und Graebn. 1929, l. c. : 258; Гроссг. 1930, Фл. Кавк. 2 : 418; Шишк. 1936, цит. соч. : 776, p. p. excl. tab. 109; Гроссг. 1945, цит. соч. : 274; Шишк. 1948, Фл. Туркм. 3 : 68; Гроссг. 1949, Опред. раст. Кавк. : 553; Parsa, 1951, l. c. : 1019; Карягин, 1952, Фл. Азерб. 3 : 361; Rech. fil. 1952, Ark. Bot. (Stockholm), ser. 2, 2, 5 : 329; Введ. 1953, Фл. Узбек. 2 : 406; Шишк. 1956, цит. соч. : 177; Mizushima, 1960, in Kitam., Fl. Afgh. : 112; В. В. Никит. 1965, Илл. опр. раст. окр. Ашх. : 136; D. A. Webb, 1966, Fl. Europ. Turkey : 20. — Exs.: Woronow et Schelkownikow, Herb. Fl. Cauc. : № 268.

Растение однолетнее. Стебель олиственный, прямой, полый, обычно при основании утолщенный, (15) 22—86 см выс., от середины или в верхней части ветвящийся, образующий рыхлое пирамидальное фрондозно-фрондулозное соцветие (тирс), в соцветии и ниже его мохнато опушенный, в нижней части опушение часто отсутствует (лишь иногда весь стебель молодых растений мохнатый); волоски разной длины (1.5—4 мм), клейкие, отстоящие. Цветоножки 3—4 см дл., превышающие коробочку в 4—5 раз, голые, при плодах вниз отогнутые, под коробочками утолщенные и опушенные редкими, короткими, железистыми волосками. Листья сидячие, при основании друг с другом сросшиеся, заостренные, с 3—5 жилками, нижние — обратноланцетные или ланцетные, 5—7 (14) см дл., голые, средние и верхние — ланцетные, мохнатые от клейких волосков. Чашечка в бутонах продолговатая, во время цветения вытянуто-колокольчатая, 5—7 мм дл., мохнатая, по краю с узкоперепончатыми, заостренными, узкотреугольными зубцами, которые в 3—4 раза короче чашечки; перепончатые полоски ее у́же травянистых полос; при плодах чашечка разреженно опушенная. Лепестки розоватые, в 1.5—2 раза длиннее чашечки, 8—10 мм дл., с 3 пурпурными жилками; пластинка отгиба обратнояйцевидная, выше середины резко переходящая в ноготок, в 3—4 раза короче его, на верхушке выемчатая. Тычинки на $^1/_3$—$^1/_2$ короче чашечки; обычно тычинки внешнего круга короче тычинок внутреннего; тычиночные нити плоские, при основании расширенные; пыльники эллиптические. Длина коробочки равна ширине или немного длиннее ее. Семена многочисленные, черные, реже с серебристым налетом, 1.6—1.8 мм дл., 1.5—1.9 мм шир. и 0.9—1.1 мм толщ., в очертании сбоку от овально-почковидных до треугольных, с округлыми гранями, асимметричные, в сечении обратнояйцевидные, с выпуклой спинкой, около рубчика (сбоку) вогнутые. Бугорки спермодермы конусовидные, притупленные, иногда почти плоские, плоскость бугорков (в очертании) ориентирована в направлении рубчика; на спинке семени 3—4 почти параллельных ряда бугорков и 2—3 ряда — на боковых поверхностях; высота бугорков от спинки в направлении к рубчику уменьшается, и они, уплощаясь, теряют свою форму. Цв. IV—VIII, пл. V—VIII.

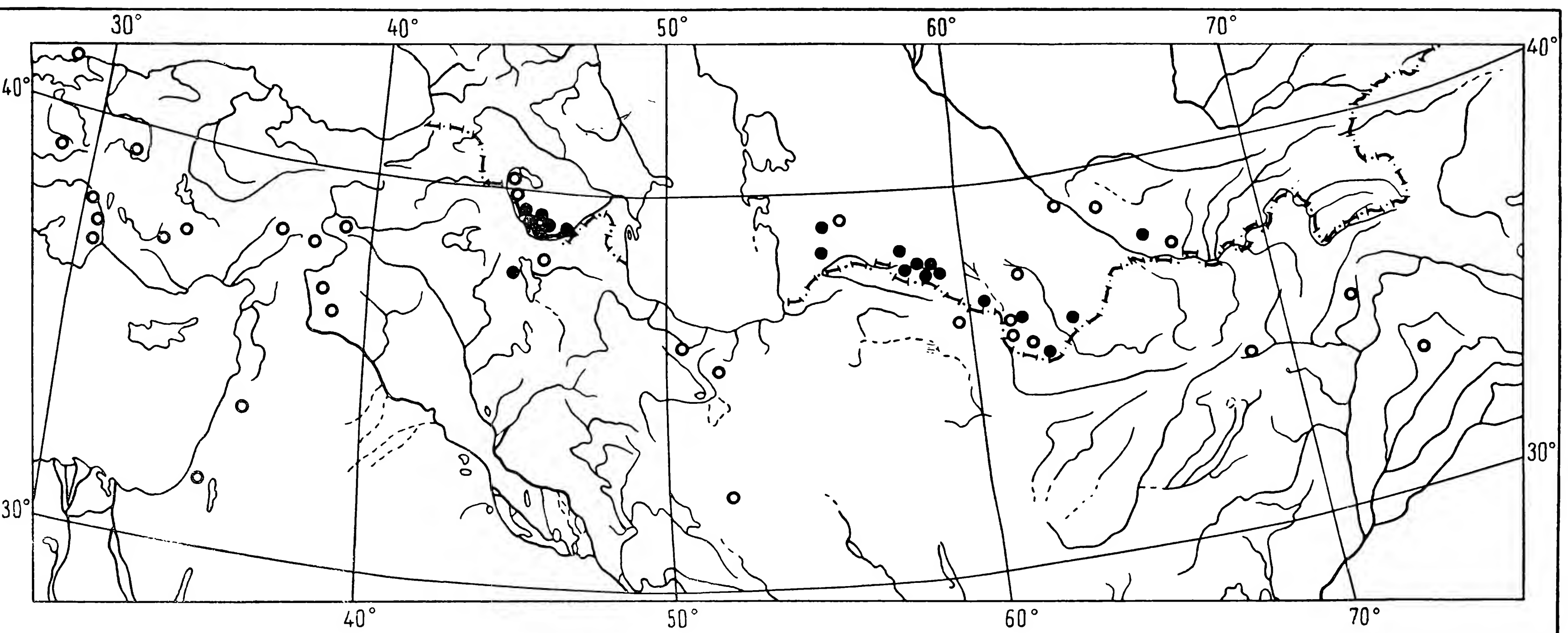
Тип: Описан по культурным экземплярам («Cultivated in Chelsia Gardens») (BM).

Встречается на сухих каменистых, каменисто-щебнистых и песчаных склонах, на выходах конгломератов и пестроцветных пород, реже как сорное в посевах, у дорог и на сорных местах, на равнинах, в нижнем и среднем поясах гор на высотах 400—1200 м над ур. м.

Распространение в СССР: Южное Закавказье (юг Армянской ССР и Нахичеванской АССР), Средняя Азия (Горная Туркмения, юг Узбекской ССР: Кугитанг).

Распространение за пределами СССР: Ближний и Средний Восток (Турция, Сирия, Израиль, Иордания, Ирак, Кувейт, Иран, Афганистан, Пакистан, Индия). Указывается (Barkoudah, Chater, 1964) как сомнительное местонахождение для Балеарских островов. В качестве заносного растения известен (Ascherson, Graebner, 1929, с. 258) в Западной Европе (см. рисунок).

Исследованные образцы. Армянская ССР: Armenia, 11 VI 1829, № 390, A. J. Szowits. — Нахичеванская АССР: inter stationes Negram et Darosham, 25 V 1914, G. N. Woronow; Нахичевань, 1 VII 1893, В. И. Липский; inter Dzhulfa et Darosham, 4 VI 1923, A. A. Grossheim; ad fl. Diza-tshaj, 7 VI 1934, L. I. Prilipko; Карабагляр, 1200 м над ур. м., 7 VI 1947, А. А. Гроссгейм, И. А. Ильинская, М. Э. Кирпичников. — Туркменская ССР: Aschabad, 15 V 1900, P. Sintenis; Копетдаг, близ пос. Ванновского, 16 V 1911, № 200,



Распространение *Pseudosaponaria pilosa*.

Черные кружки — по гербарным материалам, *светлые* — по литературным данным.

А. И. Михельсон; Кушка, на восток от р. Кушки, 27 V 1911, № 543, он же; Бадхыз, окр. оз. Еройлан-дуз, 17 IV 1912, № 980, В. И. Липский; там же, 3 V 1930, 4 V 1930, №№ 372, 435, И. А. Линчевский; там же, 24 IV 1976, № 210, В. П. Бочанцев; Багир, 1 V 1912, № 1911, В. И. Липский; Даг-Булаги, окр. Меаны, 24 IV 1914, Е. П. Коровин; долина р. Сумбар, близ аула Арапчик, 7 V 1916, № 925, Е. Г. Черняковская; Шор-Казыменак, 14 V 1926, Е. П. Коровин; Кеши, 3 VI 1932, № 372, П. С. Массагетов и В. И. Массальский; там же, 21 V 1952, Н. Н. Цвелев; Бадхыз, сай Кызыл-джар, 7 V 1976, № 580, В. П. Бочанцев; Бадхыз, окр. кордона Кепеля, 12 V 1976, 13 V 1976, №№ 733, 1707а, он же; Кюрендаг, урочище Тайтыовлак, 8 VI 1980, Д. Курбанов. — Узбекская ССР: Кугитанг, с. Ходжа-Филь-ата, 13 V 1915, М. Г. Попов. — Турция: Phrygia, Akscheher, 1000 m s. m., 14 VI 1899, № 4153, I. Bornmüller; между селениями Керим-абать и Кущи, 19 VI 1916, № 827, А. Б. Шелковников, Н. В. Шипчинский. — Иран: inter Isphan et Teheran, 1859, A. Bunge. — Афганистан: prov. Baghlan, Mittleres Andarab-Tal, Deh-Salah, 1600 m, 9 VI 1965, № 11256, D. Podlech; Afghanistan, 1884—1885, I. Aitchison. — Сирия: Syria, V 1846, E. Boissier; Syria borealis, 1865, Ballas; qued Barada prope Souk Barada, 21 VI 1881, A. Letourneux.

ЛИТЕРАТУРА

Иконников С. С. (1979). Заметки о гвоздичных (*Caryophyllaceae*), 6. Нов. сист. высш. раст., 15. — Ascherson P., Graebner P. (1929). Synopsis Mitteleuropäischen Flora, 5, 2. Leipzig. — Barkoudah Y. I., Chater A. O. (1964). *Gypsophila* L. In: Flora Europaea, 1. Cambridge. — Boissier E. (1867). Flora orientalis, 1. Basileae, Genevae. — Linnaeus C. (1768). Systema naturae, ed. 12, 3. Holmiae. — Linnaeus C. (1771). Mantissa plantarum altera. Holmiae. — Moench C. (1794). Methodus plantas horti botanici et agri marburgensis, a staminum situ describendi. Marburg. — Seringe N. C. (1824). *Saponaria* L. In: De Candolle A. P. Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis, 1. Paris.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 5 V 1982.

УДК 581.84 : 581.43 : 582.542.1

Е. М. Сердюк

ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ КЛЕТОК СТЕЛЯРНОЙ ПАРЕНХИМЫ ПРИ ЗАКЛАДКЕ БОКОВЫХ КОРНЕЙ У *HORDEUM VULGARE* (*POACEAE*)

E. M. SERDYUK. STELLAR PARENCHYMA CELL DIFFERENTIATION DURING THE INITIATION OF THE LATERAL ROOTS IN *HORDEUM VULGARE* (*POACEAE*)

При закладке боковых корней вслед за делением клеток перицикла и эндодермы делятся некоторые клетки стелярной паренхимы, проходя предварительно процесс дедифференциации. Клетки-спутники в этом процессе не участвуют. За счет поделившихся клеток стелярной паренхимы увеличивается число элементов флоэмы центрального цилиндра материнского корня в зоне закладки бокового корня и вне этой зоны — по другую сторону от метаксилемных элементов. Располагаясь цепочкой, вновь сформированные флоэмные элементы осуществляют связь флоэмы материнского и бокового корня. Другая часть клеток стелярной паренхимы трансформируется в гидроцитные элементы, связывающие сосуды метаксилемы материнского корня друг с другом и с водопроводящей системой бокового корня. Отмечено асинхронное развитие производных стелярной паренхимы. Дифференциация ситовидных и гидроцитных элементов в центральном цилиндре материнского корня определяет акропетальный порядок развития проводящих тканей бокового корня.

Вопрос об участии материнских тканей в процессе дифференциации бокового корня освещен в литературе недостаточно и противоречиво. S. Rywosch (1909), описавший формирование меристемы бокового корня, считал, что в стелярной паренхиме развивается система гидроцитных элементов, связывающих ксилему бокового корня с трахеальными элементами материнского корня. В рабо-

тах, освещающих вопрос закладки боковых корней (Clowes, 1961; Fahn, 1974; Эзау, 1969, 1980), не упоминается о раннем вовлечении паренхимы стелы в этот процесс. Согласно К. Эзау (1969) и A. Fahn (1974), основную роль в дифференциации проводящих тканей бокового корня играют клетки перицикла, которые, делясь, формируют сосудистую ткань, соединяющую проводящую систему материнского и бокового корня. Однако данные C. Hackett и H. Stewart (1969) свидетельствуют об участии паренхимы стелы в формировании бокового корня у ячменя. J. Bell и M. McCully (1970) и J. Seago (1973) показали, что у представителей родов *Zea* и *Ipomoea* связующие клетки проводящей ткани являются производными стелярной паренхимы. Сам процесс образования связи между проводящими системами материнского и бокового корня прослежен на уровне светового микроскопа лишь на одном виде с тетрархным материнским корнем *Glycine max* (Byrne et al., 1977). Задачей настоящего исследования было выяснить степень участия стелярной паренхимы в образовании бокового корня и показать способ установления связи между проводящей системой материнского и бокового корня у ячменя.

Материал и методика

Шести- и девятидневные проростки *Hordeum vulgare* выращивали в водной культуре на среде Кноппа. Отрезки (5—7 мм), взятые на расстоянии 0.8—2.5 см от апекса корня, фиксировали вначале 2 ч 2% раствором глутаральдегида (фосфатный буфер, pH 6.8—7.0), затем 2 ч 2% раствором четырехокиси осмия. Материал обезвоживали в спиртах и ацетоне и заключали в эпон-812. Ультратонкие срезы (30—40 нм) получали на микротоме LKB-III и контрастировали уранилацетатом (7 мин) и цитратом свинца (20 мин). Наблюдения и микрофотографирование производили с помощью электронных микроскопов TESLA BS-500 и JEM-7A.

Результаты исследования

Центральный цилиндр корня ячменя включает семь периферических групп трахеальных и столько же групп ситовидных элементов, расположенных вокруг крупного центрального сосуда метаксилемы. Каждая периферическая группа ксилемы, как правило, включает один трахеальный элемент протоксилемы и один сосуд метаксилемы. Протоксилемный элемент дифференцируется в перицикле, который в корне ячменя, таким образом, является прерывистым. С наружной стороны протоксилемный элемент граничит с эндодермой. Метаксилемные элементы — как периферические, так и центральный — имеют обкладку из паренхимных клеток. Каждая флоэмная группа включает два ситовидных элемента, относящихся к прото- и метафлоэме, и две разделяющие их клетки-спутники. Ситовидный элемент протофлоэмы граничит с клетками-спутниками и перициклом, ситовидный элемент метафлоэмы имеет, кроме того, контакты со стелярной паренхимой.

Закладка боковых корней происходит на расстоянии около 1 см от апекса материнского корня. Этот уровень корня характеризуется незавершенностью процесса дифференциации основных тканей стелы. Полностью сформированы лишь проводящие элементы протоксилемы и протофлоэмы. Клетки стелярной паренхимы находятся в состоянии вакуолизации. Ядро занимает центральное положение в клетке и окружено тонким слоем цитоплазмы, связанным цитоплазменными тяжами с пристенным ее слоем. Структура цитоплазмы клеток стелярной паренхимы характерна для растущей клетки: отмечается интенсивно развитый эндоплазматический ретикулум, высокое содержание диктиосом и митохондрий. Пластиды встречаются не часто и представляют собой лейкопласты с осмиофильной стромой. Микротрубочки выявлены у клеточной оболочки, примыкающей к порам сосудов. Клеточные оболочки стелярной паренхимы на уровне закладки боковых корней не имеют вторичных утолщений, многочисленные плазмодесмы связывают клетки этой ткани друг с другом и с перициклом. Протуберанцы оболочек, описанные для передаточных клеток ксилемной и флоэмной паренхимы корней бобовых в норме (Läuchli et al., 1974) и

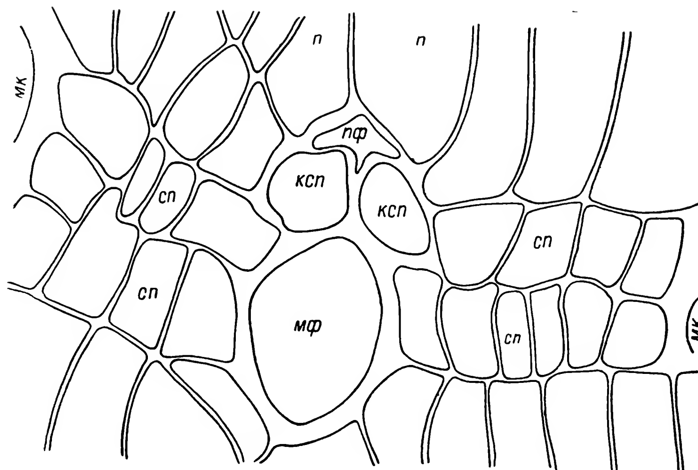


Рис. 1. Делящиеся клетки стелярной паренхимы между двумя сосудами метаксилемы в основании бокового корня.

мк — метаксилема, *мф* — метафлоэма, *пф* — протофлоэма, *ксп* — клетка-спутник, *сп* — стелярная паренхима, *п* — перицикл.

при развитии азотфиксирующих клубеньков и боковых корней (Newcomb, Peterson, 1979), в стелярной паренхиме корней ячменя в данной зоне не наблюдались.

Зачаток бокового корня формируется делящимися клетками перицикла и эндодермы, расположенными между двумя ксилемными группами. Медианная плоскость зачатка проходит через флоэмную группу материнского корня. Вскоре после инициации бокового корня отмечается деление клеток в стелярной паренхиме по обе стороны от флоэмной группы. Клетки стелярной паренхимы образуют с каждой стороны по 8—10 производных, увеличивая, таким образом, число клеток между ксилемной и флоэмной группами материнского корня (рис. 1; 3, *А* — см. вклейку). Закончив деления, производные стелярной паренхимы приступают к дифференциации. Клетки-спутники флоэмы материнского корня в этом процессе не участвуют, оставаясь на своем месте, между метафлоэмой и протофлоэмой (рис. 1 и 2).

Определенная часть дифференцирующихся клеток вскоре обнаруживает черты структуры, свойственные ситовидным элементам. В них присутствуют многочисленные пластиды с кристаллами белка (рис. 3, *Б*, *Г*), скопления эндоплазматического ретикулума в виде стопок, отложение каллозы в оболочках на месте будущих отверстий ситовидных пластинок (рис. 3, *Б*). Ветвящиеся плазмодесмы связывают дифференцирующиеся клетки с соседними клетками стелярной паренхимы и клетками-спутниками. Среди этих клеток одни очень рано проявляют признаки флоэмной дифференциации, другие запаздывают в своем развитии. Вновь сформированные ситовидные элементы располагаются в виде непрерывной цепочки, конечным звеном которой является метафлоэмный ситовидный элемент материнского корня (рис. 2). На всех клеточных стенках, общих для соседних ситовидных элементов, входящих в эту цепочку, образуются ситовидные пластинки. Места будущих перфораций на ранних стадиях дифференциации обозначаются отложениями каллозы (рис. 3, *В*).

Бóльшая часть вновь возникающих элементов располагается вокруг ситовидного элемента метафлоэмы между двумя периферическими сосудами метаксилемы, ограничивающими зону дифференциации бокового корня. Однако вновь формирующиеся элементы флоэмы мы наблюдали и вне этой зоны — по другую сторону от метаксилемных элементов. По-видимому, некоторые флоэмные группы бокового корня связаны с флоэмными элементами материнского корня, находящимися уже за пределами сектора инициации бокового корня. Ситовидные элементы, формирующиеся вне зоны закладки бокового корня, сходны по форме и ультраструктуре с таковыми в основании бокового корня.

Наряду с флоэмными элементами из производных стелярной паренхимы формируются ксилемные элементы (рис. 4, *А* — см. вклейку). На ранней стадии дифференциации эти клетки имеют цитоплазму, богатую органеллами. Центр клетки обычно занят крупным ядром, вакуолизация слабая. Многочисленные митохондрии часто имеют неправильную форму, образуют инвагинации. Рибосомы присутствуют в свободном виде — одиночные и собранные в полисомы,

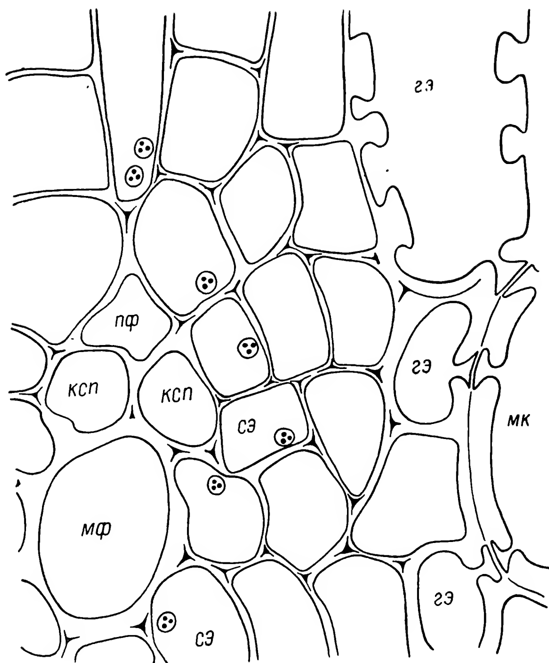


Рис. 2. Связующие клетки — производные стелярной паренхимы — в основании бокового корня.

гэ — гидроцитный элемент, *сэ* — ситовидный элемент. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

а также могут быть связаны с мембранами эндоплазматического ретикулума. Для этих клеток характерно неравномерное распределение рибосом на поверхности мембран расширенных цистерн ретикулума. Особенно хорошо развит аппарат Гольджи. Диктиосомы окружены многочисленными пузырьками с хлопьевидным и электронноплотным компактным содержимым, причем последний тип пузырьков преобладает. Пузырьки Гольджи концентрируются около плазмалеммы (рис. 4, *Б*). Во время формирования вторичных утолщений клеточных оболочек между клеточной стенкой и плазмалеммой заметно широкое периплазматическое пространство (рис. 4, *А*). В некоторых из дифференцирующихся производных стелярной паренхимы наружная мембрана ядерной оболочки местами образует своеобразные «карманы» — расширения в перинуклеарном пространстве. Конденсированный хроматин часто примыкает к ядерной оболочке в местах, где она не образует «карманов». Ядрышко на срезах, как правило, отсутствует. Расширенные цистерны эндоплазматического ретикулума располагаются по периметру клетки параллельно клеточной оболочке. По-видимому, эти клетки дифференцируются по типу протоксилемы, для которой характерны ранние некротические изменения ядра. Утрачивая цитоплазматическое содержимое, данные клетки превращаются в гидроцитные элементы, связывающие сосуды материнского корня с водопроводящей системой бокового корня (рис. 2; 4, *В*).

Обсуждение результатов

Приведенные данные свидетельствуют о том, что, кроме перицикла и эндодермы, в формировании бокового корня участвует стелярная паренхима. Эта ткань вовлекается в процесс делений на ранней стадии развития бокового корня вслед за перициклом. Так как боковой корень закладывается в перицикле, расстояние его сосудов и ситовидных элементов от проводящей системы материнского корня невелико. Часть связующих клеток образуется делением перицикла, что было принято рядом авторов за единственный способ возникновения связи между двумя проводящими системами (Эзау, 1969; Fahn, 1974). Однако внутренние, ближайшие к центральному сосуду связующие клетки несомненно являются производными стелярной паренхимы, возвратившейся в зоне закладки бокового корня к меристематической активности. Приступая к делению, клетки стелярной паренхимы подвергаются дедифференциации. Степень проявления этого процесса зависит от того, насколько далеко зашел процесс дифференциации клеток в стеле до начала закладки бокового корня. Так, у кукурузы клетки стелярной паренхимы на уровне закладки боковых корней имеют толстые вторичные оболочки, прошедшие процесс лигнификации (O' Brien et al., 1964; Bell, McCully, 1970; McCully, 1975). В процессе делений, ведущих к формированию зачатка бокового корня, клеточные оболочки стелярной паренхимы теряют лигнин, в них наблюдается частичный распад целлюлозы

(Bell, McCully, 1970). Эти являния приводят к значительному утончению клеточных стенок. У ячменя клеточные оболочки паренхимы стелы на уровне закладки боковых корней тонкие и не имеют признаков вторичных утолщений. При формировании бокового корня клеточные оболочки не подвергаются таким сложным преобразованиям, как у кукурузы.

Участвуя в процессе корнеобразования, производные стелярной паренхимы дифференцируются в связующие клетки, образуя тяж ситовидных элементов, присоединяющихся к метафлоэме, и тяж гидроцитных элементов, связанных с сосудами метаксилемы материнского корня. Между связующими клетками обоих типов наблюдаются прямые контакты, и, кроме того, они контактируют с сопровождающими их паренхимными клетками.

Образование дополнительных ситовидных элементов в центральном цилиндре материнского корня вне зоны закладки бокового корня вызвано, по-видимому, невозможностью присоединения всех семи флоэмных групп бокового корня к материнскому элементу метафлоэмы, напротив которого он закладывается. Ксилемные группы бокового корня берут начало от гидроцитных элементов, дифференцирующихся в контакте с метаксилемными элементами материнского корня. Дифференциация флоэмных и гидроцитных элементов в стелярной паренхиме кладет начало акропетальному развитию проводящих тканей в боковом корне.

Есть данные о том, что клеточные оболочки ксилемной и флоэмной паренхимы корней ряда видов сем. *Fabaceae* (Kramer et al., 1977), а также *Hieracium florentinum* (Letvenuk, Peterson, 1976) образуют протуберанцы, становясь передаточными клетками и участвуя в радиальном транспорте веществ (Kramer et al., 1977). Протуберанцы оболочек формируются также в связи с развитием азотфиксирующих клубеньков и боковых корней у некоторых видов бобовых (Newcomb, Peterson, 1979). В то же время A. Läuchli с соавторами (1974) показали, что в клетках ксилемной паренхимы стелы основного корня ячменя протуберанцы оболочек отсутствуют. При закладке боковых корней у *Hordeum vulgare* эти структуры также не были обнаружены, хотя оболочки клеток производных стелярной паренхимы претерпевают вторичные изменения. По-видимому, формирование протуберанцев клеточных оболочек в стелярной паренхиме стимулируется закладкой боковых корней не у всех видов растений.

Рассмотренный материал дает основание считать, что: 1) клетки стелярной паренхимы материнского корня, вовлекаясь в процесс деления, непосредственно участвуют в ризогенезе; 2) степень дедифференциации, предшествующей процессу деления, зависит от состояния клеток стелярной паренхимы к моменту закладки бокового корня; 3) производные стелярной паренхимы образуют дополнительные ситовидные и гидроцитные элементы в центральном цилиндре в зоне формирования бокового корня; вновь сформированные элементы флоэмы наблюдаются также вне этой зоны — по другую сторону от метаксилемных элементов; 4) эти дополнительные флоэмные и ксилемные элементы образуют прямой контакт с метафлоэмой и метаксилемой материнского корня и связывают эти ткани с проводящими тканями бокового корня; 5) дифференциация ситовидных и гидроцитных элементов в стелярной паренхиме материнского корня определяет акропетальный порядок развития проводящих тканей бокового корня; 6) производные стелярной паренхимы обнаруживают асинхронное развитие, что, по-видимому, соответствует последовательности формирования прото- и метаваскулярных элементов в боковом корне.

Автор выражает глубокую благодарность научному руководителю, доктору биологических наук М. Ф. Даниловой за ценные советы, замечания и постоянное внимание при выполнении работы.

ЛИТЕРАТУРА

Эзау К. (1969). Анатомия растений. М., Мир. — Эзау К. (1980). Анатомия семенных растений. М., Мир. — Bell J. K., McCully M. E. (1970). A histological study of lateral root initiation and development in *Zea mays*. Protoplasma, 70, 2. — Byrne J. M., Pesacreta T. C., Fox J. A. (1977). Development and structure of vascular connection between the primary and secondary root of *Glycine max* (L.) Merr. Amer. J. Bot., 64, 8. — Clo-

w e s F. A. L. (1961). Apical meristems. Oxford. — F a h n A. (1974). Plant anatomy. Toronto, Pergamon Press. — H a c k e t t C., S t e w a r t H. E. (1969). A method for determining the position and size of lateral primordia in the axes of roots without sectioning. Ann. Bot., 33, 132. — K r a m e r D., L ä u c h l i A., J e o A. R., G u l l a s c h J. (1977). Transfer cells in roots of *Phaseolus coccineus*: ultrastructure and possible function in exclusion of sodium from the shoot. Ann. Bot., 41, 175. — L ä u c h l i A., K r a m e r D., P i t m a n M. G., L ü t t g e U. (1974). Ultrastructure of xylem parenchyma cells of barley roots in relation to ion transport to the xylem. Planta, 119, 2. — L e t v e n u k L. J., P e t e r s o n R. L. (1976). Occurrence of transfer cells in vascular parenchyma of *Hieracium florentinum* roots. Canad. J. Bot., 54, 13. — M c C u l l y M. E. (1975). The development of lateral roots. In: Development and function of roots (Ed. Torrey J. G., Clarkson D. T.). Third Cabot Symposium. Acad. Press. London etc. — N e w c o m b W., P e t e r s o n R. L. (1979). The occurrence and ontogeny of transfer cells associated with lateral roots and root nodules in *Leguminosae*. Canad. J. Bot., 57, 23. — O'B r i e n T. P., F e d e r N., M c C u l l y M. E. (1964). Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue O. Protoplasma, 59, 2. — R y w o s c h S. (1909). Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Seitenwurzeln der Monocotylen. Z. Bot., 1, 4. — S e a g o J. L. (1973). Developmental anatomy in roots of *Ipomoea purpurea*. II. Initiation and development of secondary roots. Amer. J. Bot., 60, 7.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 29 IV 1982.

УДК 581.43 : 582.475,4

Э. А. Репшас, Е. Е. Палишкис

ВЛИЯНИЕ УПЛОТНЕНИЯ ПОЧВЫ НА РАСПРЕДЕЛЕНИЕ КОРНЕЙ СОСНЫ

E. A. R I E P S H A S, E. E. P A L I S H K I S. DISTRIBUTION OF PINE ROOTS UNDER THE INFLUENCE OF SOIL COMPRESSION

Анализируются данные изменения твердости почвы и послойного распределения массы корней сосны в сосняках лишайниковых, брусничных, черничных и кисличных в зависимости от степени их рекреационной деградации.

Не приспособленные для нужд рекреации леса сильно страдают от вытаптывания и механических повреждений растительности. Уплотнение почвы, отрицательные изменения в травяно-кустарничковом покрове, уничтожение лесной подстилки вызывают ухудшение водно-физических свойств, аэрации и биологической активности почв. Все это постепенно ослабляет рост и состояние древесной растительности (хвоя разреживается, уменьшаются приросты, увеличивается количество суховершинных деревьев и отпада).

Уплотнение почвы и изменение других ее свойств отрицательно влияют на рост и архитектонику корневых систем древесной растительности. Особенно сильно страдают мелкие ($<$ 1 мм) и в несколько меньшей мере — средние (1—3 мм) корни (Згуровская, 1960; Васильева, 1973). Длина всасывающего корневого окончания сосны в уплотненной почве меньше, чем в рыхлой, в среднем на 21—23, а число всасывающих корневых окончаний — на 12—25% (Спиридонов, Таран, 1976; Таран и др., 1976). Некоторые авторы указывают критические параметры твердости или плотности почв, при которых деревья начинают испытывать угнетение (Гаель, Воронков, 1956; Зеликов, Пшонова, 1961; Роде, Смирнов, 1972; Сытник и др., 1972). Однако данные разных авторов весьма различны, а иногда и противоречивы. Сомнений не вызывает лишь то, что уплотнение почвы в целом оказывает угнетающее влияние на рост и жизнедеятельность корневых систем, а степень проявления этого угнетения во многом зависит от литологии, плодородия и условий увлажнения почвы, а также от биоэкологических особенностей произрастающих древесных пород.

Принимая во внимание накопленный опыт, мы построили наши исследования на строго лесотипологической основе, уделив особое внимание определению твердости почвы (сопротивления к вдавливанию) и послойному распреде-

лению массы корней. Были изучены все наиболее посещаемые в Литве типы сосняков: лишайниковый, брусничный, черничный и кисличный, произрастающие на типичных для них почвах. Исследования проводили в древостоях с близкими в пределах типа леса таксационными показателями по пяти стадиям рекреационной дигрессии, выделенным в каждом типе леса, согласно методике Н. С. Казанской (1972). Твердость почвы определялась плотномером Ю. Ю. Ревякина с 25-кратной повторностью до глубины 30 см, через каждые 3 см. Твердость 10-сантиметровых слоев почвы представлена как средняя арифметическая всех измерений в этих слоях. Послойное распределение массы живых корней сосны изучали методом монолитов (1×1 м) до глубины 0.5 м через каждые 10 см, с 10-кратной повторностью. Корни распределяли на мелкие (диаметр менее 1 мм), средние (1—3 мм) и крупные (более 3 мм). Их массу измеряли в воздушно-сухом состоянии. Все данные обработаны методами математической статистики.

Исследования показали, что уплотнение почвы в результате рекреации в различных типах сосняков происходит по-разному, естественная твердость в них также неодинакова. Наиболее твердый слой почвы 0—10 см установлен в сосняках брусничных, наиболее рыхлый — в сосняках кисличных (в 2 раза рыхлее, чем в первых). По мере углубления эти различия сокращаются и на глубине 27 см становятся несущественными. Процесс уплотнения имеет различный характер, связанный с типом леса. Сильнее всего и до большей глубины уплотняются почвы сосняков кисличных, меньше — сосняков брусничных. Это связано, очевидно, как с начальной твердостью почвы, так и с различной ее увлажненностью и плодородием. Немаловажную роль, по-видимому, в этом процессе играет содержание в почве связывающих частиц.

Данные говорят о том, что в связи с уплотнением почвы фитомасса мелких и средних корней существенно уменьшается до глубины 30 см, особенно это заметно в слое почвы 0—20 см. Масса крупных корней по мере увеличения уплотнения почвы изменяется незакономерно (см. таблицу).

Изменения массы корней сосны в зависимости от степени рекреационной дигрессии разных типов сосновых лесов Литовской ССР

Тип леса	Глубина изученного слоя, см	Диаметр корней, мм	Стадии дигрессии									
			I		II		III		IV		V	
			твердость почвы, кг/см^2	масса корней, г/м^2	твердость почвы, кг/см^2	масса корней, г/м^2	твердость почвы, кг/см^2	масса корней, г/м^2	твердость почвы, кг/см^2	масса корней, г/м^2	твердость почвы, кг/см^2	масса корней, г/м^2
Сосняк лишайниковый	0—20	<1		76		51		41		32		26
		1—3	21	129	21	114	36	83	37	69	19	32
		>3		280		271		246		220		209
	30—50	<1		20		17		16		16		14
		1—3	—	19	—	21	—	22	—	21	—	19
		>3		51		42		48		57		46
Сосняк брусничный	0—20	<1		81		66		43		39		24
		1—3	26	115	28	94	32	82	34	65	36	44
		>3		275		287		223		175		212
	30—50	<1		22		20		19		26		24
		1—3	—	28	—	28	—	15	—	22	—	26
		>3		52		50		35		53		46
Сосняк черничный	0—20	<1		95		73		64		48		28
		1—3	20	114	29	101	29	77	32	64	37	62
		>3		273		295		249		194		229
	30—50	<1		11		11		12		10		11
		1—3	—	33	—	38	—	34	—	32	—	28
		>3		49		42		38		45		44
Сосняк кисличный	0—20	<1		91		77		59		52		35
		1—3	14	65	28	64	39	64	40	57	43	41
		>3		379		629		579		614		701
	30—50	<1		36		26		16		20		28
		1—3	—	15	—	18	—	17	—	16	—	21
		>3		43		41		33		39		46

Наиболее сильно от уплотнения почвы страдают корни сосны в лишайниковом типе леса. В слое почвы 0—10 см масса мелких корней от I к V стадии дигресии уменьшается в 3.1 раза, а в слое 10—20 см — в 2.5. Подобным образом в этих слоях идет уменьшение и массы средних корней. В целом масса мелких и средних корней в наиболее уплотненном слое почвы 0—20 см уменьшается с I по V стадии дигрессии в 3.5 раза. Значительному уменьшению массы корней сосны в этом типе леса способствует процесс выбивания песчаной почвы, начиная с IV стадии дигрессии. Вначале здесь почва постепенно уплотняется, однако этот процесс идет до определенного предела (около 34 кг/см^2), а далее местами начинают появляться очаги сыпучего песка. Мелкие корни сосны в этих очагах уничтожаются механически.

В сосняках брусничных масса мелких корней в слое почвы 0—20 см с I до V стадии дигрессии уменьшается в 3.4 раза, а средних — в 2.6. Масса мелких и средних корней в целом в этом слое почвы уменьшается в 2.8 раза. Уменьшение массы мелких и средних корней сосны в слое почвы 0—20 см в сосняке брусничном на 23% меньше, чем в сосняке лишайниковом.

В сосняке черничном масса мелких корней в слое почвы 0—10 см уменьшается от I к V стадии дигрессии в 3 раза, а средних — в 2 раза. Подобное уменьшение наблюдается и в слое почвы 0—20 см. Масса мелких и средних корней сосны в этом слое почвы уменьшается в 2.3 раза при повышении средней твердости почвы соответственно на 85%. По сравнению с сосняком лишайниковым масса мелких и средних корней сосны в слое почвы 0—20 см уменьшается на 35%.

Корни сосны менее всего страдают от уплотнения почвы в сосняках кисличных, хотя твердость почвы в этом типе леса увеличивается в наибольшей степени. В слое почвы 0—10 см масса мелких корней уменьшается в 2.5 раза, а средних — только в 1.6 раза. В слое 0—20 см масса мелких и средних корней уменьшается с I по V стадии дигрессии в среднем в 2 раза при 3-кратном увеличении твердости почвы. По сравнению с сосняком лишайниковым масса мелких и средних корней в слое почвы 0—20 см уменьшается меньше, чем на 43%.

На глубине 30—50 см изменение массы мелких и средних корней во всех типах изученных сосняков носит незакономерный характер и обычно является существенным.

Полученные результаты позволяют лучше раскрыть процесс рекреационной дигрессии лесов и будут полезны при определении подходящих критериев для выделения его стадий.

ЛИТЕРАТУРА

Васильева И. Н. (1973). Влияние вытаптывания на физические свойства почвы и корневые системы растений. В кн.: Лесоводственные исследования в Серебряноборском опытном лесничестве. М., Наука. — Гаель А. Г., Воронков А. А. (1956). Корневая система сосны *Pinus silvestris* на песчаных почвах Казахстана и Дона. Бот. ж., 50, 4. — Згуровская Л. Н. (1960). К вопросу о строении сосущих и мелких проводящих корней в зависимости от глубины их залегания. В кн.: Физиологические основы роста древесных растений. М., Изд. АН СССР. — Зеликов В. Д., Пшонова В. Г. (1961). Влияние уплотнения почвы на насаждения в лесопарках. Лесн. хоз., 12. — Казанская Н. С. (1972). Изучение рекреационной дигрессии естественных группировок растительности. Изв. АН СССР, сер. геогр., 1. — Роде А. А., Смирнов В. Н. (1972). Почвоведение. М., Высшая школа. — Спиридонов В. Н., Таран И. В. (1976). Повышение устойчивости естественных насаждений в селитебной зоне Академгородка. В кн.: Растительные богатства Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск, Наука. — Сытник К. М., Книга Н. М., Мусатенко Л. И. (1972). Физиология корня. Киев, Наукова думка. — Таран И. В., Спиридонов В. Н., Бакулин В. П. (1976). Особенность роста корней сосны и березы на искусственно уплотненной почве в лесопарках Новосибирского научного центра. В кн.: Растительные богатства Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск, Наука.

Литовский научно-исследовательский институт
лесного хозяйства,
п/о Гирионис.

Получено 1 VI 1979.

УДК 581.526.4

Л. А. Зубарева

О СООТНОШЕНИИ ФАКТОРА ВЫПАСА И УСЛОВИЙ ЭКОТОПА В ФОРМИРОВАНИИ БЕЛОУСНИКОВ (*NARDETA*)

L. A. ZUBAREVA. ON THE CORRELATION OF THE GRAZING FACTOR AND THE ECOTOPE CONDITIONS IN THE FORMATION OF MATGRASSES (*NARDETA*)

Приводятся примеры фитоценозов с участием белоуса (*Nardus stricta* L.), формирующихся в пойме р. Клязьмы (Владимирская обл.) при сенокосном и пастбищном режиме использования.

Белоусники, широко распространенные на материковых лугах лесной зоны, для пойменных условий менее характерны. Это объясняется экологией белоуса — растения бедных кислых почв (Работнов, 1974). Более богатые почвы пойменных местообитаний ограничивают распространение фитоценозов с доминированием этого злака.

При изучении пойменных лугов р. Клязьмы (в пределах Владимирской обл.) мы получили данные, которые позволяют дифференцировать влияние условий экотопа и фактора выпаса на формирование белоусников.

Белоусники в пойме р. Клязьмы занимают местами большие площади в различных ее частях. В неразвитой пойме верхнего течения реки (Петушинский р-н, деревни Марково, Омутищи) они встречаются на невысоких гривах или немного повышенных плоских участках сильно закустаренной центральной поймы, в среднем течении реки отмечены в притеррасной области поймы высокого уровня (Камешковский р-н, деревни Патакино, Мостцы). В центральной пойме нижней Клязьмы сообществами с доминированием белоуса (Вязниковский р-н, дер. Золотая Грива) также заняты большие площади. Неблагоприятные эдафические условия в центральной пойме нижнего течения реки обусловлены ее слабой расчлененностью (пологоволнистый рельеф) и бедностью наносов, которые сюда поступают с песчаной Балахнинской низины. На этом участке поймы сухие вершины пологих грив занимают сообщества с изреженным травостоем из белоуса, нивяника и полевицы тонкой, межгривные понижения — сильно задернованные белоусники с кровохлебкой и ястребинкой луговой.

Общей чертой экотопов поймы, в которых формируются белоусники, являются слабая аэрация и невысокое плодородие почвы.

Процесс задернения белоусом межгривных понижений проходит в более влажных условиях, чем на гривах, поэтому и экологические ряды, заканчивающиеся белоусниками, в межгривных понижениях короче, чем на гривах: они состоят из меньшего числа звеньев. Наиболее короткие экологические ряды в центральной слабодренированной пойме формируются у подошвы пологих грив и по небольшим блюдцеобразным замкнутым понижениям. В этих условиях встречаются влажные щучники, в которых белоус принимает уже значительное участие (см. таблицу).

Приуроченность белоусников к нижней трети склонов в водораздельных условиях Т. А. Работнов (1974) объясняет наибольшим выщелачиванием, которое наблюдается именно в этой части склона. Очевидно, имеет значение также большая изменчивость экологических условий в подсклоновых участках, в связи с чем переходную полосу не может занять ни одно из смежных сообществ, поэтому здесь и поселяется белоус как эвритопный и неприхотливый вид. А. А. Ниценко (1948) указывает на возможность более напряженной конкуренции на границе между двумя сообществами.

А. Е. Сергеев (1956), изучавший белоусники Калининской обл., также отмечает переходную полосу от низинных лугов к суходольным как место первоначального поселения белоуса.

Влияние выпаса на формирование белоусников в литературе оценивается неоднозначно. Одни авторы указывают, что выпас приводит к прогрессирующему распространению белоусников (Троицкий, 1927; Шенников, 1964). В Англии расселение белоуса связывают с выпасом овец (цит. по: Работнов, 1974).

Краткая экологическая характеристика фитоценозов с участием белоуса

Фитоценоз	Экологические показатели по шкалам Л. Г. Раменского		Проективное покрытие белоуса, %
	У	БЗ	
Deschampsia cespitosa+Poa palustris+Nardus stricta	80	10	5
Deschampsia cespitosa+Sanguisorba officinalis	77	10	1
Nardus stricta+Juncus effusus+Deschampsia cespitosa+Potentilla erecta	76	9	8
Nardus stricta+Potentilla erecta+Deschampsia cespitosa	73	9	20
Deschampsia cespitosa+Nardus stricta+Hieracium pratense+Leontodon autumnalis	70	10	15

Примечание. Три последних фитоценоза представляют собой описания площадок из трансект, расположенных по склону к межгривному понижению. В названиях фитоценозов в таблице и в тексте приняты обозначения, рекомендуемые Б. М. Миркиным (1968) — сплошной чертой подчеркнуты абсолютные доминанты, разрядкой — сменно-доминантные комплексы, не подчеркнуты — индикаторные виды; названия растений даются по «Флоре средней полосы европейской части СССР» (Маевский, 1964).

Аналогичное явление описывает Е. А. Буш (1937) для горных лугов Кавказа. Однако есть сведения и об исчезновении белоуса при выпасе (Шенников, Синицын, 1924; Шенников, Бологовская, 1927; Работнов, 1962).

Мы сравнивали режимы эколого-фитоценотических рядов на участках поймы (притеррасная пойма среднего течения реки и центральная слабодренированная — нижнего течения) с различной формой хозяйственного использования. Один из двух сравниваемых участков длительное время (от 20 до 35 лет) используется только под выпас, другой имеет менее интенсивную пастбищную нагрузку (выпас весной и по отаве).

На пастбищном участке притеррасной поймы белоус и его постоянный спутник калган *Potentilla erecta* входят в III класс постоянства в следующих сообществах — Deschampsia cespitosa + Alopecurus pratensis + Agrostis tenuis (75; 11)[1]; Deschampsia cespitosa + Leontodon autumnalis + Agrostis tenuis (73; 11); Deschampsia cespitosa + Ranunculus repens + Nardus stricta (74; 11). В таких пастбищных фитоценозах, как Deschapmsia cespitosa + Ranunculus acris + Nardus stricta (74; 9), обилие этих видов повышается. В сенокосном варианте притеррасных лугов более влажной ступени в сообществе Agrostis canina + Deschampsia cespitosa + Lysimachia nummularia + Potentilla erecta (83; 11) калган входит во II класс постоянства. Сходны с рассмотренными сенокосные луга слабодренированной центральной поймы верхней Клязьмы. В фитоценозах Deschampsia cespitosa + Ranunculus acris + Potentilla erecta (75; 10), занимающих подсклоновые экотопы, также присутствуют и калган, и белоус. Следовательно, эти виды поселяются в травостоях лугов сходного типа независимо от характера их использования. Поэтому внедрение белоуса при достаточно высоких показателях влажности можно расценивать как результат неблагоприятных эдафических условий на притеррасной, а также на слабодренированной центральной пойме верхнего течения реки.

Сходные экотопы с различным режимом хозяйственного использования выявлены в центральной слабодренированной пойме нижнего течения реки (Вязниковский р-н). На сенокосном и пастбищном участках сформировались фитоценозы с доминированием белоуса. Эти сообщества занимают неглубокие выровненные межгривные понижения. Пастбищный белоусник Nardus stri-

[1] В скобках даются показатели общей влагообеспеченности и богатства почвы по экологическим шкалам Раменского (Раменский и др., 1956).

cta + Potentilla erecta + Hieracium pratense (71; 9) отличается от белоусника сенокосных лугов Nardus stricta + Potentilla erecta + Hieracium pratense (74; 9) тем, что в сенокосном варианте выше участие разнотравья.

Материалы по лугам поймы р. Клязьмы (в пределах Владимирской обл.) показывают, что определяющим фактором распространения белоусников являются неблагоприятные условия экотопа, в первую очередь — плохая аэрация и бедность почв. Выпас, возможно, лишь ускоряет природный процесс формирования белоусников.

ЛИТЕРАТУРА

Буш Е. А. (1937). О белоусе и белоусниках. Сов. бот., 2. — Маевский П. Ф. (1964). Флора средней полосы европейской части СССР, изд. 9-е. Л., Колос. — Миркин Б. М. (1968). Принципы построения классификации растительности речных пойм Башкирской АССР. В кн.: Растительность речных пойм Башкирии. Уфа, Изд. Башкир. гос. унив. — Ниценко А. А. (1948). К вопросу о границах растительных ассоциаций в природе. Бот. ж., 33, 5. — Работнов Т. А. (1962). Изменчивость луговых ценозов и ее значение для практики геоботанических исследований. В кн.: Геоботаническое изучение лугов. Минск. — Работнов Т. А. (1974). Луговедение. М., Изд. МГУ. — Работнов Т. А. (1978). Фитоценология. М., Изд. МГУ.— Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков О. Н., Антипин Н. А. (1956). Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М., Сельхозгиз. — Сергеев А. Е. (1956). Некоторые данные о расселении белоуса и образовании белоусников на территории Калининской области. Уч. зап. Калинин. пед. инст. — Троицкий Н. А. (1927). Обследование лугов в Грузии и Армении. Тр. Совещ. геобот.-луговедов (17—22 III 1927). Изд. Гос. лугов. инст., 1. — Шенников А. П. (1964). Введение в геоботанику. Л., Изд. ЛГУ. — Шенников А. П., Бологовская Р. Н. (1927). Введение в геоботаническое обоснование организации пастбищ на севере. Вологда, Тип.-лит. Акц. общ. «Северный печатник». — Шенников А. П., Синицын С. И. (1924). Материалы к ботаническому и сельскохозяйственному познанию выгонов. Опытная агрономия, 22.

Кировский государственный педагогический институт им. В. И. Ленина.

Получено 12 I 1981.

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 005 : 582.682 (57)

В. В. Петровский

НОВЫЕ ТАКСОНЫ РОДА *PAPAVER* (*PAPAVERACEAE*) С СЕВЕРО-ВОСТОКА АЗИИ

V. V. PETROVSKY. NEW TAXA OF THE GENUS *PAPAVER* (*PAPAVERACEAE*) FROM THE NORTH-EAST OF ASIA

Papaver anadyrense Petrovsky sp. nov. (sect. Scapiflora Reichenb.). — *P. ochotense* Tolm. f. *xanthopetalum* Tolm. 1954, Бот. мат. (Ленинград) 16 : 95, nom. nud. — Planta perennis, dense caespitosa. Folia pinnatilobata, 2—5 cm longa, petiolo laminae aequilongo, supra et subtus pilis molliusculis albidis sericeis plus minusve dense vestita, lobis lanceolatis acutiusculis vel obtusiusculis integris vel incisis. Scapi erecti, graciles, usque ad 30 cm alti, pilis molliusculis appressis laxe vestiti. Flores majusculi; corolla late aperta; petala laete flava, late obovata, 15—25 mm longa, longiora quam lata vel latitudini aequalia, post anthesin decidua. Stamina in numero 60—80, sub anthesi stigma distincte superantia, postea capsulae aequilonga; antherae oblongae, 1.5—2 mm longae, colore petalorum. Capsula oblongo—ovata, pauciradiata, matura 8—15 mm longa, pilis rigidis subappressis plus minusve laxe obtecta. Discus convexus, vix apiculatus. Numerus chromosomatum 2n=42.

Habitat in Terra Tschuktschorum australis.

Typus: Terra Tschuktschorum australis, districtus Anadyrensis, prope pagum Otrozhnyj, in valle fl. Mavrina, in summitate monticuli, tundra schistosa, in Dryadeta, 14 VIII 1977, fr. mat., № 77-379, P. Zhukova (LE, cum isotypo).

Paratypi: Ibidem, №№ 77-372, 74-400, 77-401, 77-402, 77-403, A. Korobkov, P. Zhukova; prope pagum Snezhnoje, 15 VI et 10 VIII 1941, M. N. Avramczik (LE).

Affinitas. A *P. nudicauli* L. (s. str.) caudice caespitoso, scapis humilioribus densius pubescentibus et foliis minoribus dense pilosis discrepat. A *P. pulvinato* Tolm. scapis paucioribus pilis molliusculis appressis tectis, foliis basi cuneatim angustatis appresse pilosis et eorum lobis a folii axi minus distantibus et minus dissectis differt. A *P. ochotensi* Tolm. floribus majoribus (in sicco aurantiacis), scaporum et foliorum pubescentia densiore, e pilis tenuioribus sericeis constante distinguitur.

Растения *P. anadyrense* нередко весьма сходны с экземплярами *P. ochotense*, произрастающего в том же районе. Не случайно А. И. Толмачев (1954), обнаружив в гербарных сборах растения, похожие на *P. ochotense*, но в отличие от последнего не изменившие окраску цветков после сушки, выделил их в качестве особой формы *P. ochotense* f. *xanthopetalum*. Как известно, среди рас, относимых к широко трактуемому комплексу *P. microcarpum* DC., именно *P. ochotense* характеризуется прижатым опушением листьев и цветоносов (Толмачев, 1931, 1975), что присуще также и *P. anadyrense*. Существенное различие заключается в том, что опушение последнего вида состоит из многочисленных тонких (нередко — слабоизвилистых) серебристых волосков, среди которых почти незаметны немногочисленные жесткие волоски, характерные для всех форм *P. microcarpum*. Более крупные широко раскрытые цветки, не меняющие своей естественной окраски при высыхании, — признак, достоверно отличающий *P. anadyrense* от *P. ochotense*. У арктических маков число хромосом не считается ста-

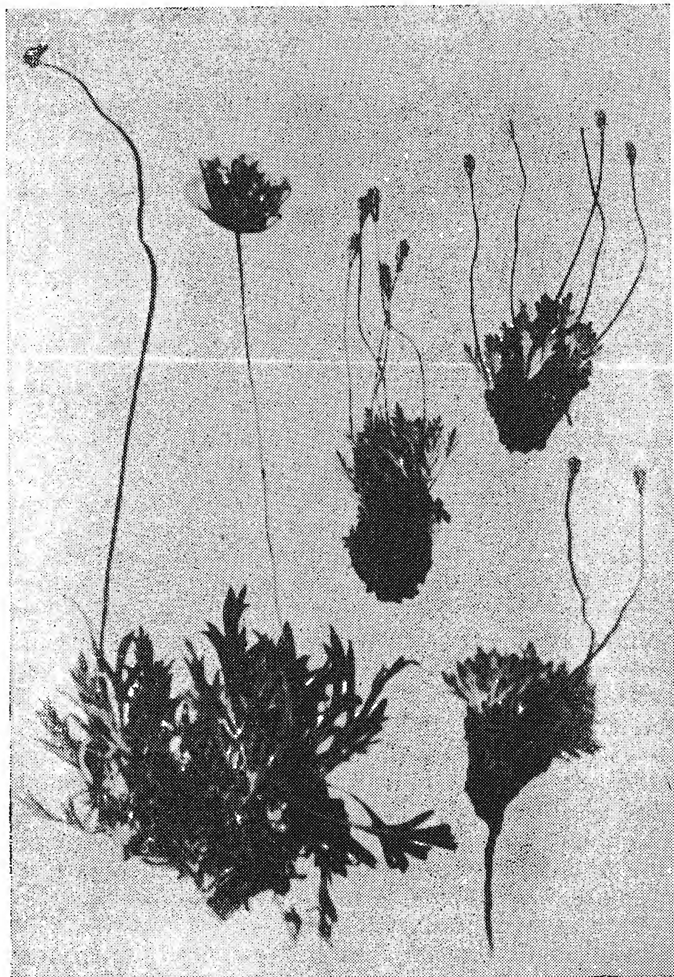


Рис. 1. *Papaver anadyrense* (тип и изотип).

бильным признаком, однако если учесть, что у наиболее сходных с *P. anadyrense* видов *P. microcarpum* и *P. pulvinatum* известно только по одному хромосомному числу (2n=14 и 2n=28 соответственно), наш вид отличается от обоих таксонов и по этому признаку. П. Г. Жукова (личное сообщение) определила у двух образцов *P. anadyrense* (в том числе у типового) число хромосом 2n=42.

В Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН) имеется достаточно представительный материал, характеризующий разнообразие форм и экологию *P. anadyrense*. Гербарные образцы *P. anadyrense* в разное время разными исследователями определялись как *P. nudicaule* L. var. *xanthopetalum* Trautv., *P. microcarpum* DC., *P. radicatum* Rottb. и т. д. На листе с образцом, собранным М. Н. Аврамчиком 15 VI 1941 г. в окрестностях пос. Снежное, имеется этикетка, датированная декабрем 1952 г., с определением В. Н. Васильева «*Papaver* n. sp.». Однако, по-видимому, с того времени эта своеобразная форма не привлекала внимания специалистов. Летом 1977 г. в районе Усть-Бельских гор (среднее течение р. Анадырь) сотрудниками БИНа П. Г. Жуковой и А. А. Коробковым была собрана серия растений, наиболее отчетливо характеризующая морфологические особенности *P. anadyrense*. Именно из этой серии выделен типовой материал для описываемого вида (рис. 1).

Основные типы местообитаний *P. anadyrense* — щебнистые склоны, береговые обрывы, щебнистые тундры на невысоких вершинах, гребнях и пологих шлейфах гор, сухие надпойменные террасы, скалы-останцы и пр. Нередко этот

вид отмечается и в умеренно увлажненных кустарничково-осоковых тундрах — здесь, как правило, встречаются более рослые и менее опушенные растения.

Достоверные местонахождения *P. anadyrense* пока известны лишь в центральной части бассейна р. Анадырь: в окрестностях поселков Снежное, Усть-Белая, Отрожный, а также в районе нижнего течения р. Великой — на южном побережье Анадырского лимана. Однако весьма вероятно, что ареал *P. anadyrense* охватывает и более южные территории вплоть до побережья Охотского моря, в частности — до побережья Гижигинской губы, откуда Толмачев упоминает *P. ochotense* var. *xanthopetalum*.

Papaver atrovirens Petrovsky sp. nov. (sect. Scapiflora Reichenb.). — Planta perennis, caespites parvos plerumque laxiusculos formans. Folia 5 (raro 3 vel 7)-lobata, 3—4 cm longa (petiolus 1.5—2 cm, lamina 1.5—2 cm), lobis lanceolatis acutis vel obtusiusculis integris pilis rigidiusculis rufescentibus subappressis obtectis. Scapi humiles, floriferi 7—15 cm alti, fructiferi vix elongati, pilis atrofuscis subappressis sparse vestiti. Alabastra oblongo-elliptica. Flores parvi; sepala dense nigrescenter pilosa; petala obovata, ca. 12—15 mm longa, longitudini aequilata, ochroleuca, rarius albo-rosea, post anthesin plerumque remanentia. Stamina in numero ca. 30—40 (interdum usque ad 50), initio stigmatis altitudinem superantia, postea $^1/_2$—$^2/_3$ altitudinis capsulae attingentia; antherae breves, ca. 1 mm longae, colore petalorum. Capsula oblongo-obovata, 10—15 mm longa et 5—7 mm lata, distincte costata, nigrescenter hirsuta. Discus convexus, acumine coronatus. Succus lacteus aqueus, cremicolor vel ochroleucus. Numerus chromosomatum 2n=56.

Habitat in tundris glareosis, ad solia calcarea in insula Wrangelii nec non montibus Czukotkensibus.

Typus (et isotypi): Insula Wrangelii, ad litus meridionale, ad sinum Somnitelnaja, 16 VII 1971, fl. et fr. immat., № 71-33, V. Petrovsky (LE).

Paratypi: Ibidem, 9 VII, 21 VII, 26 VII, 29 VII, 2 VIII, 6 VIII 1971, V. Petrovsky (LE).

Affinitas. A *P. gorodkovii* Tolm. et Petrovsky floribus minoribus, capsulis oblongo-obovatis, disco convexo acumine coronato et lobis foliorum acutis differt. A *P. paucistamino* Tolm. et Petrovsky statura minore, scapis pluribus, floribus minoribus ochroleucis et capsulis minoribus oblongo-obovatis discrepat.

Растения *P. atrovirens* представляют собой как бы форму, совмещающую признаки произрастающих на острове видов *P. gorodkovii* и *P. paucistaminum*. От обоих этих видов *P. atrovirens* отличается меньшими размерами цветков, формой лепестков и плодов и темно-зеленой окраской листьев. В то же время окраска цветков у нашего вида сходна с окраской таковых у *P. gorodkovii*, а форма листьев очень напоминает таковую у мелколистного *P. paucistaminum*. Довольно многочисленные прямостоячие, но сравнительно невысокие цветоносы с мелкими цветками определяют своеобразный облик *P. atrovirens*, отличающий его от двух сравниваемых видов. Как и два последних вида, *P. atrovirens* является кальцефилом и встречается главным образом на делювиях карбонатных пород, но в отличие от *P. gorodkovii*, тяготеющего к аллювиям и сильно заснеженным склонам, и *P. paucistaminum*, встречающегося в основном у водотоков и в полосах стока, *P. atrovirens* — растение умеренно увлажненных щебнисто-мелкоземистых склонов и террас, слабо заснеженных зимой. Не исключено, что *P. atrovirens* возник в результате гибридизации *P. gorodkovii* × *P. paucistaminum*. В силу своих экологических особенностей все три вида на о. Врангеля совместно не произрастают, хотя в некоторых его пунктах их популяции весьма многочисленны. В северо-восточной части острова нередко встречаются растения *P. atrovirens*, по некоторым морфологическим признакам сближающиеся с *P. gorodkovii*. Обычно они имеют или дуговидно изогнутые приподнимающиеся цветоносы, или более крупные цветки, или более широкие коробочки. Примечательно, что такие растения приурочены к местам снежных забоев на осыпях известняковых гор, т. е. к экотопам, более благоприятным для *P. gorodkovii*. На Чукотке *P. atrovirens* отмечен пока только в северном районе Чукотского нагорья (очень редко), и, по-видимому, пока этот вид может считаться субэндемиком о. Врангеля (рис. 2).

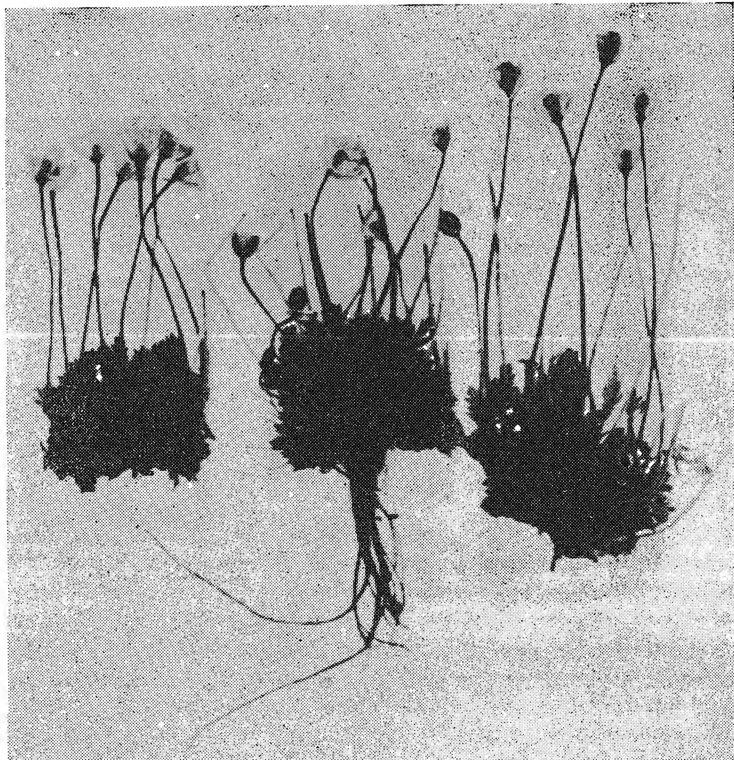


Рис. 2. *Papaver atrovirens* (тип).

Papaver calcareum Petrovsky sp. nov. (sect. Scapiflora Reichenb.). — Planta perennis, caespites parvos plerumque densiusculos formans. Folia parva, 2—3 cm longa, 5—7-lobata, lobis lanceolatis obtusiusculis integris vel parum dissectis modeste albescenter pilosis. Scapi in numero 1—2 (raro ad 5), humiles (floriferi 5—12, fructiferi 7—18 cm alti), flexuosi vel curvati, pilis subpatentibus pallidis vel fuscis plus minusve dense vestiti. Flores parvi; petala flava vel pallide flava, triangulari—obovata, 13—15 mm longa, longiora quam lata, post anthesin interdum remanentia. Stamina in numero 15—30, sub anthesi stigma superantia, postea capsula distincte breviora; antherae colore petalorum, ellipticae, 0.6—0.9 mm longae. Capsula obovata, basi attenuata, nigrescenter hirsuta, matura 13—15 mm longa. Discus convexus, apiculatus. Succus lacteus flavus. Numerus chromosomatum 2n=70.

Habitat in declivibus glareosis calcareis, in locis siccis in insula Wrangelii.

Typus: Insula Wrangelii, ad fl. Gussinaja, in declivibus glareosis calcareis, 14 VII 1969, fl. et fr. immat., V. Petrovsky (LE).

Paratypi: Ibidem, 17 VII 1969, № 69-57; ad fl. Neizvestnaja, 19 VII 1971, № 71-433; 25 VII 1971, № 71-407, V. Petrovsky (LE).

Affinitas. A *P. gorodkovii* Tolm. et Petrovsky scapis paucis, foliis densius pilosis, capsulis obovatis et disco convexo differt. A *P. uschakovii* Tolm. et Petrovsky scapis paucis magis elongatis, foliis densius pilosis, petalis et antheris pallidioribus discrepat.

P. calcareum — ярко выраженный петрофит, встречающийся исключительно на щебнистых (нередко подвижных) субстратах, богатых кальцием. Основные экотопы *P. calcareum* — вершины, не защищенные от зимних ветров террасы и склоны сопок, сложенных известковыми песчаниками, туфами и другими известьсодержащими породами. Популяции *P. calcareum* на о. Врангеля довольно полиморфны, и рядом с типичной формой нередко можно встретить растения с более широкими светло-желтыми лепестками и негусто опушенными листьями, обликом несколько напоминающие молодые экземпляры *P. gorodkovii*. В разных районах острова отмечены и другие вариации вида. Нигде на азиатском мате-

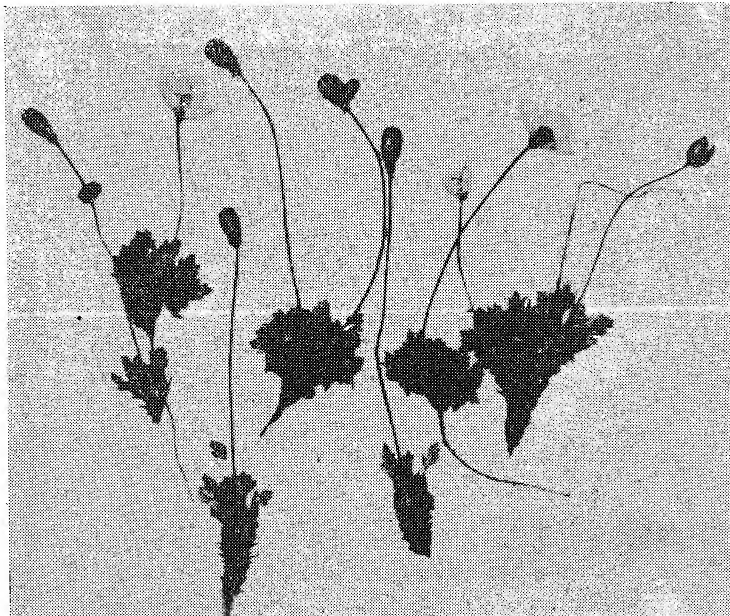


Рис. 3. *Papaver calcareum* (тип).

рике формы, сходные с *P. calcareum*, пока не встречены, и вид может считаться эндемиком о. Врангеля (рис. 3).

Papaver chionophilum Petrovsky sp. nov. (sect. Scapiflora Reichenb.). — Planta perennis, caespitos parvos laxiusculos formans. Folia 5 (raro 7)-lobata, appresse pilosiuscula, 2.5—5 cm longa, petiolo tenui lamina longiore, lobis anguste lanceolatis obtusiusculis. Scapi pauci, erecti, 10—20 cm alti, pilis atrofuscis appressis sparse vestiti. Alabastra elliptica. Flores parvi; sepala dense fusco-pilosa; petala late obovata, 16—20 mm longa, flava. Stamina in numero 25—30, sub anthesi stigma superantia, postea capsula distincte breviora; antherae pallide luteae vel cremeae, oblongo-ellipticae, 0.8—1 mm longae. Capsula primo breviter obovata, postea oblongo—obovata, atrofusco-hirsuta, matura 11—15 mm longa. Discus planus vel vix convexus. Succus lacteus flavus. Numerus chromosomatum 2n=56.

Habitat in locis ad nives tabescentes in insula Wrangelii.

T y p u s (et isotypi): Insula Wrangelii, ad sinum Somnitelnaya, ad fl. Somnitelnaja, alluvium, 5 VIII 1971, fl., № 71-357, V. Petrovsky (LE).

P a r a t y p i: Ibidem, 5 VIII 1971, № 71-358; 8 VIII 1971, № 71-376, V. Petrovsky; ad fl. Gussinaja, 8 VII 1970, № 70-77; 22 VII 1970, №№ 70-173, 70-174, V. Petrovsky et P. Zhukova (LE).

A f f i n i t a s. A *P. gorodkovii* Tolm. et Petrovsky statura majore, scapis erectis, foliis magis elongatis, floribus majoribus flavis et capsulis magis elongatis differt. A *P. paucistamino* Tolm. et Petrovsky statura minore, scapis humilioribus, staminibus pluribus, capsulae forma minus elongata distinguitur. A *P. macounii* Greene floribus minoribus paucis et antheris brevioribus pallidis discrepat.

P. chionophilum — характерное растение участков с поздно сходящим снеговым покровом, особенно на выходах карбонатных пород. Цветение этого вида мака начинается обычно во второй половине июля и, как правило, прекращается с наступлением августовских заморозков. Большинство других видов мака к этому времени на о. Врангеля уже отцветает. Для типичной формы *P. chionophilum* характерны светло-желтые широко раскрытые при цветении венчики, обычно более крупные, чем у *P. gorodkovii* и *P. paucistaminum*, но встречается много растений с более мелкими и более светлыми венчиками, нередко имеющих и другие черты сходства с двумя упомянутыми видами. Идентификация таких экземпляров обычно затруднительна. Предполагать гибридную природу подобных растений нет достаточных оснований. Скорее всего в данном случае мы



Рис. 4. *Papaver chionophilum* (тип).

имеем пример широкого диапазона изменчивости вида. *P. chionophilum* известен пока только на о. Врангеля, но несомненно сходные формы отмечены также на Восточной и Южной Чукотке (рис. 4).

P. multiradiatum Petrovsky sp. nov. (sect. Scapiflora Reichenb.). — Planta perennis, dense caespitosa. Folia pinnatisecta, canescenti-pilosa, 2—7 cm longa, lobis lanceolatis acutis vel obtusiusculis pilis albidis subappressis laxe ob-

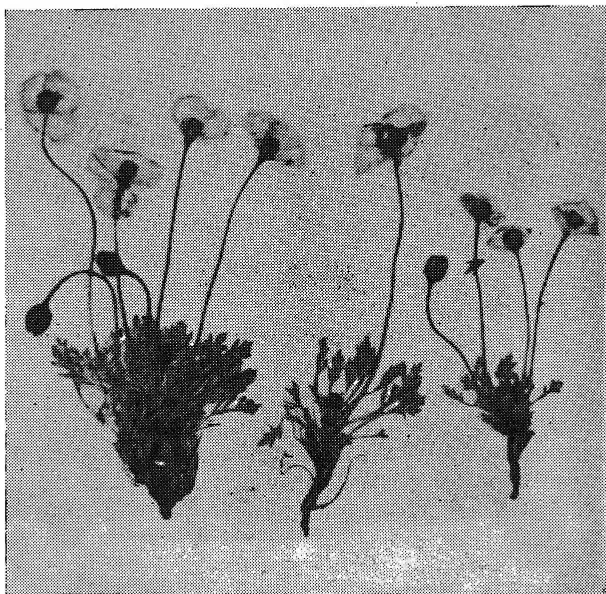


Рис. 5. *Papaver multiradiatum* (тип).

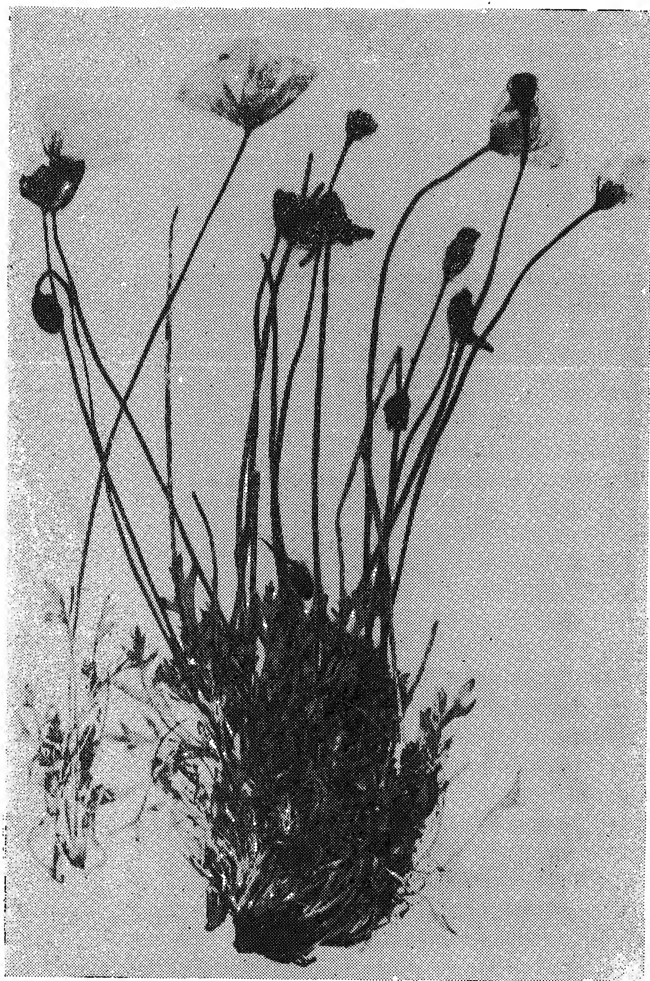


Рис. 6. *Papaver nudicaule* ssp. *insulare* (тип).

tectis. Scapi erecti vel ascendentes, floriferi 5—25 cm alti, pilis pallidis vel rufescentibus patentibus dense vestiti. Alabastra obovata. Flores parvi; sepala dense atrofusco-pilosa; petala late obovata, ca. 12—15 mm longa, viridiuscula, pallide flava. Stamina in numero 40—60, pistilli altitudinem aequantia; antherae 0.7—0.8 mm longae, colore petalorum. Capsula doliolifomis, e carpellis elevatis 6—9 composita, fusco- vel atrofusco-hirsuta. Discus planus, 5—8-radiatus. Succus lacteus flavus. Numerus chromosomatum 2n=42.

Habitat in tundris glareosis in insula Wrangelii.

Typus (et isotypus): Insula Wrangelii, litus meridionale, ad sinum Somnitelnaja, in declivibus glareosis, 23 VII 1965, fl. et fr. immat., V. Petrovsky (LE).

Paratypi: Insula Wrangelii, ad fl. Gussinaja, 8 VII 1970, № 70-83; ad fl. Mamontovaja, 5 VIII 1970, № 70-226; 6 VIII 1970, № 70-238; ad fl. Neozhidannaja, 15 VII 1970, № 70-116; ad sinum Rodgers, 26 VI 1970, № 70-09, P. Zhukova et V. Petrovsky (LE).

Affinitas. A *P. pulvinato* Tolm. floribus minoribus, petalis pallide flavis, antheris brevioribus et capsulis atro-hirsutis differt.

P. multiradiatum — вид, тяготеющий к сухим щебнистым склонам, наиболее часто отмечается на склонах южных экспозиций, но в отличие от *P. pulvinatum*, также селящегося на южных склонах (главным образом в травянистых группировках), *P. multiradiatum* предпочитает подвижные субстраты: осыпи, разрушающиеся береговые обрывы и т. п. В цветущем и плодоносящем состоянии *P. multiradiatum* хорошо отличается от *P. pulvinatum* заметно меньшими размерами

цветков, зеленовато-бледно-желтой окраской лепестков и характерной формой и темным опушением коробочки (у чукотской расы *P. pulvinatum*, распространенной на о. Врангеля, опушение коробочек светлое). В нецветущем состоянии *P. multiradiatum* можно отличить от *P. pulvinatum* по более мягкому и тонкому опушению листьев и цветоносов, по меньшей рассеченности листовой пластинки и отдельных ее сегментов. Пока *P. multiradiatum* отмечен только на о. Врангеля — во многих пунктах и в заметном обилии, однако в горах Чукотского и Анадырского нагорий мы неоднократно отмечали и собирали формы петрофильного мака, в общих чертах повторяющие облик *P. multiradiatum*, но имеющие более узкие продолговатые плоды с меньшим числом лучей на диске. У этой материковой расы отмечено аналогичное число хромосом 2n=42. Несмотря на заметное сходство упомянутых чукотских растений с *P. multiradiatum*, мы воздерживаемся от установления степени их родства из-за недостаточной изученности этого комплекса (рис. 5).

Papaver nudicaule L. ssp. insulare Petrovsky ssp. nov. (sect. Scapiflora Reichenb.). — A subspecie typica — ssp. *nudicauli* petalis angustioribus triangulari-obovatis, scaporum et foliorum pubescentia obscuriore differt. Numerus chromosomatum 2n=42.

Typus: Insula Wrangelii, ad sinum Somnitelnaja, in declivibus australibus, 10 VIII 1979, fl. et fr. immat., № 79-96, V. Petrovsky (LE, cum isotypo).

Paratypi: Ibidem, 10 VIII 1979, № 79-101; ad fl. Gussinaja, 21 VII 1970, № 70-165, V. Petrovsky et P. Zhukova (LE).

Несмотря на то что основной ареал *P. nudicaule* находится значительно южнее — в континентальных районах Восточной Сибири, растения, в заметном обилии встречающиеся на о. Врангеля, в основном на южных склонах в центральной и южной частях острова, очень мало отличаются от типичного восточносибирского *P. nudicaule*: они обычно имеют несколько более узкие лепестки (1 пару) и более темное опушение листьев, цветоносов и плодов. От всех других видов мака на о. Врангеля *P. nudicaule* ssp. *insulare* отличается крупными размерами растений, цветков и плодов, очень длинными пыльниками. Часто растения образуют рыхлую дернину с многочисленными цветоносами и во время цветения очень декоративны. Островная раса *P. nudicaule*, пожалуй, ближе всего стоит к нижнеленской популяции вида из арктической Якутии (рис. 6).

ЛИТЕРАТУРА

Толмачев А. И. (1931). Три новых сибирских вида р. *Papaver*. Журн. Русск. бот. общ., 16, 1. — Толмачев А. И. (1954). Заметка о *Papaver ochotense* Tolm. Бот. мат. (Ленинград), 16. — Толмачев А. И. (1975). Род *Papaver* L. В кн.: Арктическая флора СССР, 7. Л., Наука.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 25 VI 1981.

УДК 005 : 582 : (575.4)

В. П. Бочанцев, Д. К. Курбанов, Е. П. Гудкова

ТРИ НОВЫХ ВИДА РАСТЕНИЙ ИЗ ТУРКМЕНИИ

V. P. BOTSCHANTZEV, D. K. KURBANOV, E. P. GUDKOVA.

THREE NEW PLANT SPECIES FROM TURKMENIA

1. **Erysimum kerbabaevii Kurbanov et Gudkova sp. nov.** — Planta biennis. Caulis 45—65 cm altus, glaber, pro more solitarius, superne ramosus, inferne foliosus. Folia radicalia 25—90 mm longa, 2—8 mm lata, pilis bicuspidatis, apice tricuspidatis paucis immixtis tecta, lineari-lanceolata, integerrima vel dentibus 1—3 brevibus angustis obtusis utrinque praedita, longe petiolata, acutata; caulina 6—110 mm longa, 1—8 mm lata, pilis bicuspidatis, apice tricuspidatis paucis immixtis tecta, lineari-lanceolata, integerrima, breviter petiolata vel sessilia,

acutata. Inflorescentia paniculata. Pedicelli 4—7 mm longi, glabri, sub sepalis tantum pilis bi- et tricuspidatis vestiti, sursum oblique directi, siliquis subtenuiores. Sepala 8.5—9 longa, pilis bicuspidatis, apice tricuspidatis immixtis tecta. Petala 14.5—14.7 mm longa, flava, lamina 4.5—5 mm longa, 3—3.5 mm lata, obovata, in unguem linearem angustum abeunte. Siliquae 60—70 mm longae, 1.5 mm crassae, lineares, semiteretes, subtuberculatae, rectae, sursum oblique directae, pilis bicuspidatis et tricuspidatis immixtis tectae. Stylus 2.5—3 mm longus, siliqua subtenuior; stigma capitatum. Semina 1.8—2.4 mm longa, apice interdum anguste paleaceo-marginata.

T y p u s: Turcomania, jugum Kjurendag, locus Sekizchan, 0.5 km ad austro-occidentem ab ovili, in declivibus lapidoso-schistosis, 18 IV 1981, fl. et fr. imm., D. Kurbanov (LE).

P a r a t y p u s: Turcomania, jugum Kjurendag, locus Uzunsu, in valle lata ad scaturiginem Dzhekirdekli ducente, in declivibus schistosis, 22 IX 1981, fr., D. Kurbanov (LE).

A f f i n i t a s. Ab *E. badghisi* (Korsh.) Lipsky caulibus ramisque glabris, pedicellis sub sepalis tantum pilosis, siliquis pilis bicuspidatis et tricuspidatis immixtis tectis et stylo longiore differt.

D i s t r i b u t i o. URSS (Turcomania, Kopetdag centralis et occidentalis).

2. **Salsola botschantzevii Kurbanov sp. nov.** — Suffrutex ad 60 cm altus, ramis foliisque alternis, pilis cilindricis patentibus rectis brevibus vestitis vel glabris. Folia caulina ad 35 mm longa, 2.5 mm crassa, linearia, teretia, obtusa, basi constricta, decurrentia, in axilla pilis in glomerulum perplexis et interdum fasciculo foliorum breviorum (ad 8 mm lg. et 0.75 mm crass.) praedita. Inflorescentia paniculata, ramulis floriferis supra flores plerumque subcontinuatis et foliis teretibus ad 4 mm longis tectis. Flores alterni, solitarii, glabri. Folia floralia linearia, teretia, obtusa, supra basin constricta, basi dilatata et hic ad margines paleacea, decurrentia, in axilla pilis in glomerulum perplexis praedita; inferiora ad 15 mm longa, 2 mm crassa, bracteolis perianthioque longiora; superiora ad 3 mm longa, 1.2 mm crassa, bracteolis longiora, sed perianthio aequilonga. Bracteolae in axillis pilis in glomerulum perplexis praeditae, florum infimorum in rhachide principali lineares, teretes, obtusae, supra basin constrictae, basi dilatatae et hic a lateribus paleaceae, ad 6.5 mm longae, 2 mm crassae, perianthio longiores vel ei aequilongae; supremae squamiformes, late ovatae, acutatae, lateribus apiceque paleaceo-marginatae, ad 1.7 mm longe, 1.5 mm latae, perianthio breviores. Perianthii 3.5—4.5 mm longi, 9 mm lati (alis inclusis) phylla 5, ovata, obtusa, fructificatione ad medium alis horizontalibus paleaceis praedita, supra alas in conum declivem conniventia. Stamina 5, filamentis linearibus planis, ad antheras abrupte angustatis, extra discum hypogynum affixis; antherae ca. 2 mm longae (appendice obtusa 0.3 mm longa), 0.6 mm latae, ad medium circiter partitae; discus hypogynus patellaris, lobis semirotundis minutissimis incrassatis. Stigmata lanceolata, acuta, stylo subaequilonga. Semina horizontalia.

T y p u s: Turcomania, jugum Kjurendag, locus Iskander, prope trajectum Akgjadik, ad declivia argillarum palaeogenicarum, 20 X 1981, fr. imm., D. Kurbanov (LE).

P a r a t y p u s: Turcomania, jugum Kjurendag, 2 km ad boreali-occidentem a scaturigine Dzhekirdekli, in declivibus lapidosis, 23 X 1981, fl. et fr. imm., D. Kurbanov (LE).

A f f i n i t a s. A *S. junatovii* Botsch. foliis caulinis longioribus, ramulis floriferis supra flores plerumque continuatis et foliis teretibus tectis, foliis floralibus supremis bracteolis longioribus sed perianthio aequilongis et stigmatibus lanceolatis differt.

D i s t r i b u t i o. URSS (Turcomania, jugum Kjurendag).

3. **Scrophularia kjurendaghi Botsch. et Kurbanov sp. nov.** — Herba perennis vel suffrutex glandulis minutis albis subsessilibus, dein deciduis sparse tectus. Caules 30—85 cm alti, basi 2—6 mm crassi, foliosi, numerosi, basi tereti-quadrangulares, rubeolo-fusci, superius teretes, virides, ramis foliisque inferioribus 3—5 paribus oppositis, ceteris alternis. Folia inferiora 12—35 mm longa, 2—6 mm lata, subcoriacea, obovata et obtusa, vel lanceolata et acutata, basi cuneata, sat longe petiolata, margine minute et remote serrato-dentata vel integerrima, subtus nervo

pinnato elevato notata; superiora 1.5—20 mm longa, 0.8—10 mm lata, subcoriacea, lanceolata, oblongo-ovata vel ovata, acutata, basi cuneata, rotundata vel cordata, brevissime petiolata vel sessilia, margine minute et remote serrato-dentata vel integerrima, subtus nervo simplici vel pinnato elevato notata. Inflorescentia paniculata, floribus alternis remotis. Bracteae 1 mm longae, 0.5 mm latae, oblongo-ovatae, acutatae, sessiles. Pedicelli 1—1.5 mm longi. Calyx ad 3 mm longus, lobis 2 mm longis, 1.7 mm latis, ovalibus, albo paleaceo-marginatis, integerrimis vel minute et acute dentatis, medio viridibus. Corolla 4.2—5.5 mm longa, tubo vinoso subinflato, lobis inaequalibus, superioribus 1.3 mm longis, vinosis, lobis lateralibus ac inferiore brevioribus flavido-albis nervis vinosis. Staminodium lanceolatum, apice libero 0.6—0.8 mm longo, 0.3—0.5 mm lato, acutato vel trilobato, sinum interlobarem labii superioris haud attingente, latere tubo corollino adnato pilis capitatis breviter stipitatis sparse obsito. Stamina 5 mm longa, e corollae tubo vix exserta, filamentis glandulis capitatis stipitatis tectis, antheris vinosis. Stylus 4.5 mm longus, vix e corollae tubo exsertus. Capsula 5.5 mm longa, 4.5 mm lata, ovoidea, acutata, flavido-viridis, dura, partim dehiscens. Semina 2.5—2.8 mm longa, 1.1—1.3 mm lata, oblonga, nigra, sulculis transversis brevibus numerosis et striatione longitudinali tenui densa notata.

T y p u s: Turcomania, jugum Kjurendag, 0.5 km ad austro-occidentem a scaturigine Dzhekirdekli, in declivibus schistosis, atro-griseis, 27 V 1981, fl., D. Kurbanov (LE).

P a r a t y p u s: Turcomania, jugum Kjurendag, 2 km ad austro-occidentem a scaturigine Dzhekirdekli, in declivibus schistosis, atro-griseis, 14 VI 1980, fr., D. Kurbanov.

A f f i n i t a s. A *S. benthamiana* Boiss. caulibus basi tereti-quadrangularibus, ramis foliisque inferioribus oppositis, foliis caulinis superioribus pro more basi rotundatis vel cordatis necnon staminodiis latere tubo corollino haud adnato glabris differt.

D i s t r i b u t i o. URSS (Turcomania, jugum Kjurendag).

П р и м е ч а н и е. J. Grau (1981, Fl. Iranica, 147 : 277) помещает *Scrophularia benthamiana* Boiss. и *S. saharae* Batt. в синонимы *S. syriaca* Benth. N. Feinbrun-Dothan (1978, Fl. Palaestina, 3 : 200) считает *S. syriaca* синонимом *S. hypericifolia* Wydler (1828, Mém. Soc. phys. hist. natur. Genève, 4 : 166, tab. 5). В свою очередь P. Quezel и S. Santa (1963, Nouv. fl. Algérie, 2 : 848) относят *S. saharae* в синонимы той же *S. hypericifolia*. Что же здесь правильно?

Видимо, правы Feinbrun-Dothan в отношении *S. syriaca*, а также Quezel и Santa в отношении *S. saharae*, считавшие эти виды синонимами североафриканско-переднеазиатской *S. hypericifolia*, так как у этих трех видов листья имеют снизу одну продольную простую жилку, а стаминодий у них голый. Что же касается иранской *S. benthamiana*, то это особый, самостоятельный вид, у которого на нижней поверхности листьев выступает перисторазветвленная жилка, а стаминодий железисто опушенный. Поэтому мы и сравниваем наш вид с *S. benthamiana*.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград
и
Институт ботаники АН ТССР,
Ашхабад.

Получено 14 IV 1982.

УДК 005 : 582.948.2

А. В. Денгубенко

НОВЫЙ ВИД РОДА *ROCHELIA* (*BORAGINACEAE*) С ЗАПАДНОГО ПАМИРА

A. V. DENGUBENKO. A NEW SPECIES OF THE GENUS *ROCHELIA* (*BORAGINACEAE*) FROM THE WESTERN PAMIR

При исследовании флоры Западного Памира на юго-западной оконечности Шугнанского хребта собран вид рода *Rochelia* Reichenb., который при дальнейшем изучении оказался новым для науки видом. Ниже приводится его описание.

Rochelia pamirica Dengubenko sp. nov. — Planta annua, 10—20 cm alta, ob pilos rigidos appressos vel patentes griseolo-viridis. Caulis simplex, media parte parce ramosus vel interdum a basi ramosus. Folia linearia vel lanceolata, 1—2 cm longa, 0.2—0.4 cm lata, pilis setaceis patentibus tecta. Racemi fructiferi laxi, ad 10—13 cm longi, bracteis ad 5 mm longis, pedicellis ca 10 mm longis sursum sensim incrassatis plerumque unilateraliter versis, pilis suberectis tectis. Flores minimi, corolla coerulea, tubulato-campanulata, 2—3 mm longa, calyce sub anthesi 1.5—2.5 mm longo (in fructibus ad 4—6 mm longo), dense flavosetoso, sepalis ad 2/3—3/4 connatis, dentibus triangulari-oblongis introflexis, pilis minutis et longioribus rectis apice hamatis tecto. Nuculae ca 3—3.5 mm longae, pilis stellatis tuberculis suffultis tectae, stylo ad 0.5—0.8 mm exserto praeditae.

Typus: Extremitas austro-occidentalis jugi Schugnanici, in vicinitate horti botanici Pamirici, ad lapidoso-schistosa, 2500—2600 m s. m., 24 VI 1966, R. V. Kamelin (LE).

Paratypi: Ibidem, 12 V 1978, N° 3630, A. V. Dengubenko; ibidem, 14 VI 1978, n° 3961, idem.

Affinitas. Species *R. claviculatae* M. Pop. et Zak. affinis est, a qua nuculis tuberculis pilos stellatos fulcrantibus (nec levibus) tectis distinguitur, a *R. peduncülari* Boiss. sepalis altius connatis (ad 2/3—3/4, nec basi tantum coalitis) differt.

Однолетнее растение 10—20 см выс., серовато-зеленое от жесткого отстоящего или прижатого опушения. Стебель простой, с немногими ветвями в средней части или иногда ветвистый от основания. Листья линейные или ланцетные, 1—2 см дл., 0.2—0.4 см шир., покрытые отстоящими щетинистыми волосками. Кисти при плодах рыхлые, до 10—13 см дл., с прицветниками до 5 мм дл., плодоножки около 10 мм дл., постепенно кверху утолщающиеся, большей частью обращенные в одну сторону, покрытые почти прямостоящими волосками. Цветки очень мелкие, венчик голубой, трубчато-колокольчатый, 2—3 мм дл., чашечка во время цветения 1.5—2.5 мм дл., при плодах разрастается до 4—6 мм дл., густо желтощетинистая, со сросшимися на 2/3—3/4 чашелистиками с треугольно-продолговатыми загнутыми внутрь зубцами, покрытая мелкими и более длинными прямыми на верхушке крючковатыми волосками. Орешки около 3—3.5 мм дл., густо покрыты бугорками со звездчато расположенными на их верхушке волосками и выдающимся на 0.5—0.8 мм над орешком столбиком.

Тип: Юго-западная оконечность Шугнанского хребта, окрестности Памирского ботанического сада, каменистая осыпь, 2500—2600 м над ур. м., 24 VI 1966, Р. В. Камелин (LE).

Паратипы: там же, 12 V 1978, № 3630, А. В. Денгубенко, там же 14 VI 1978, № 3961, он же.

Родство. Вид близок к *R. claviculata* M. Pop. et Zak., но отличается от него орешками, покрытыми бугорками со звездчатой головкой (а не гладкими). От *R. peduncularis* Boiss. отличается более высоко сросшимися чашелистиками (на 2/3—3/4, а не спаянными только внизу).

Памирский биологический институт. Получено 26 IV 1982.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 005 : 582 (477.75)

Н. Н. Цвелев

НОВЫЕ ДЛЯ ФЛОРЫ СССР ОДИН РОД И ЧЕТЫРЕ ВИДА ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ ИЗ КРЫМА

N. N. TZVELEV. A NEW GENUS AND FOUR NEW FOR THE USSR FLORA SPECIES OF FLOWERING PLANTS FROM THE CRIMEA

Во время поездок в Крым в 1979 и 1981 гг. автор нашел следующие 5 видов цветковых растений, ранее не приводившихся для территории СССР: *Lagoecia cuminoides* (*Apiaceae*), *Dianthus pontederae* (*Caryophyllaceae*), *Verbascum undulatum* (*Scrophulariaceae*), *Taraxacum hellenicum* и *T. murbeckianum* (*Asteraceae*). Первый из них принадлежит к монотипному средиземноморскому роду *Lagoecia* и имеет крайне оригинальное и не свойственное другим представителям семейства зонтичных строение цветков и соцветий.

Крымский полуостров отличается исключительным флористическим богатством и, несмотря на, казалось бы, хорошую изученность его флоры, почти каждый год приносит новые интересные находки, среди которых имеются и виды, ранее не известные для территории СССР. Таковы, например, обнаруженные на горе Аюдаг виды *Asplenium billotii* F. Schultz, *Brassica taurica* (Tzvel.) Tzvel. comb. nov. (=*B. sylvestris* (L.) Mill. ssp. *taurica* Tzvel. 1970, Новости сист. высш. раст. 6 : 298), *Teesdalia coronopifolia* (J. P. Bergeret) Thell., *Arabis verna* (L.) R. Br. В последние годы во время двух кратковременных поездок в Крым в начале апреля 1979 и в конце июня 1981 гг. автор нашел еще 5 видов цветковых растений, ранее не приводившихся для СССР, причем одно из них — представитель монотипного средиземноморского рода. Все эти находки еще раз свидетельствуют о существовании в прошлом тесных связей между Крымом, Балканским п-овом и Малой Азией. Не случайно Крым так богат элементами восточносредиземноморской флоры, хотя его флора вряд ли может быть отнесена к типичной восточносредиземноморской. Цитированные образцы видов хранятся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН) — LE.

1. *Lagoecia cuminoides* L. 1753, Sp. Pl.: 203; Tutin, 1968, Fl. Europ. 2 : 324; Цвелев, 1981, Жизнь растений, 5, 2 : 305, рис. 160 (1—2).

Крым, окр. Севастополя, каменистая равнина к западу от Камышевой бухты, 30 VI 1981, № 163, Н. Цвелев.

Лагеция кминовидная *L. cuminoides* — один из замечательных по своему облику представителей сем. зонтичных *Apiaceae* и подсем. подлесниковых *Saniculoideae*, принадлежащий к очень обособленному в морфологическом отношении монотипному роду лагеция *Lagoecia* L. Это небольшое (8—30 см выс.) голое однолетнее растение с прямостоячим стеблем и перистыми листьями, сегменты которых пальчато-лопастные или крупногородчатые. Расположенные на верхушке стебля и его боковых ветвей общие соцветия — сложные зонтики — имеют шаровидную или почти шаровидную форму. Общие обертки из 5—10 перисто-раздельных листочков с длинными шиловидно заостренными долями, частные обертки также образованы перисто-раздельными листочками, сходными по строению с листочками общих оберток. Все зонтики второго порядка одноцветковые, а каждый цветок имеет очень крупные (почти равные по величине листочкам частной обертки), также перисто-раздельные зубцы чашечки и очень мелкие беловатые лепестки, заканчивающиеся двумя щетинкообразными зубцами. Плод состоит всего из одного мерикарпия (второй мерикарпий

вислоплодника редуцирован), почти со всех сторон покрытого короткими железистыми волосками. Такой плод, несущий на верхушке летучку из зубцов чашечки, а внизу — летучку из листочков частной обертки (см. рис. 160 в цитированной выше «Жизни растений»), отлично приспособлен к распространению с помощью ветра. Таким образом, строение соцветий и цветков у лагеции настолько своеобразно, что она легко может быть узнана как в стадии цветения, так и в стадии плодоношения.

Естественный ареал лагеции кминовидной охватывает почти все Средиземноморье от Пиренейского п-ова до Малой Азии и далее на восток включает Иран. В южной части Крыма, в том числе в окрестностях Севастополя, встречается множество средиземноморских эфемеров с подобным же ареалом, поэтому нахождение здесь еще одного широко распространенного эфемера не является столь уж неожиданным. Возможность заноса этого вида в Крым, конечно, не может быть исключена (особенно учитывая древнюю историю Крыма), однако он обнаружен нами в большом количестве на довольно естественном местообитании: пересеченной овражками каменистой равнине в 300—400 м от берега Камышевой бухты в растительной группировке, состоящей из обычных на юге Крыма степных и петрофильных видов со значительной примесью эфемеров. Лагеция кминовидная находилась в фазе плодоношения с опавшими или засохшими листьями и в таком виде была больше похожа на один из видов рода *Valerianella* Mill., чем на какое-либо зонтичное.

2. *Dianthus pontederae* A. Kerner, 1882, Fl. Exsicc. Austro-Hung. 2 : 67; Tutin, 1964, Fl. Europ. 1 : 202.

Крым, слабо всхолмленная каменистая равнина у пляжа Омега к западу от Севастополя, 26 VI 1981, № 129, Н. Цвелев.

Гвоздика Понтедеры *D. pontederae* принадлежит к группе многолетних видов этого рода с головчатым соцветием из родства *D. carthusianorum* L. От всех других крымских гвоздик с таким соцветием она легко отличается очень мелкими цветками и одревесневающими каудикулами — основаниями генеративных и укороченных вегетативных побегов. Среди украинских видов столь же мелкие цветки имеет лишь распространенная в Полесье и значительно более мезофильная *D. rogowiczii* Kleop., однако у этого последнего вида, как и у полиморфной *D. carthusianorum*, основания побегов не одревесневают.

D. pontederae — растение 20—45 см выс., имеющее листья с узкими влагалищами, в 3—4 раза превышающими ширину пластинок. Листовые пластинки довольно жесткие и очень узкие (0.7—2 мм шир.), с сильно утолщенными прикраевыми жилками и шипиковидными сосочками по краю. Прицветные чешуи немного длиннее половины длины чашечки, светло-бурые, на верхушке внезапно переходящие в короткую ость. Чашечка всего 10—13 мм дл., в верхней половине с пурпурным оттенком; зубцы ее острые, широколанцетные. Отгиб лепестков пурпурный, 3—5 мм дл. Этот вид распространен в Румынии, Болгарии, Чехословакии, Австрии, Югославии, Венгрии и северной Италии, так что его новое местонахождение в окрестностях Севастополя является наиболее восточным. Возможность заноса этого вида в Крым человеком, на наш взгляд, очень мало вероятна, так как *D. pontederae* растет здесь в естественной растительной группировке из степных и петрофильных видов с примесью эфемеров. Правильность определения крымских экземпляров этого вида не вызывает сомнений, так как они вполне сходны с имеющимися в Гербарии БИНа изотипами.

3. *Verbascum undulatum* Lam. 1797, Encycl. Méth. Bot. 4 : 221; I. K. Ferguson, 1972, Fl. Europ. 3 : 213.

Крым, окр. Севастополя, каменистые склоны к железной дороге у берега Камышевой бухты к западу от города, 30 VI 1981, № 173, Н. Цвелев.

Хорошо отличаясь от цельнолистных видов коровяка перисто-лопастными прикорневыми листьями, коровяк волнистолистный *V. undulatum* не менее легко отличается от встречающихся в Крыму видов с такими же листьями (*V. pinnatifidum* Vahl и *V. sinuatum* L.) значительно более крупными цветками (особенно чашечкой), слабо разветвленным или простым соцветием и беловато-войлочными с обеих сторон листьями. Кроме того, *V. pinnatifidum* хорошо отличается от *V. undulatum* более глубоко рассеченными листьями с узкими

долями и меньшими размерами всего растения, а *V. sinuatum* от *V. undulatum* — фиолетовым опушением тычиночных нитей.

Коровяк волнистолистный — войлочно-опушенное растение 40—120 см выс., часто от основания с несколькими стеблями. Все листья с обеих сторон беловато-войлочные, прикорневые — перисто-лопастные, с широкими немного волнистыми лопастями, стеблевые — цельные и почти цельнокрайные, от продолговато- до широкояйцевидных, стеблеобъемлющие, но не нисбегающие на стебель. Соцветие простое или с немногими ветвями, рыхлое, без железистого опушения. Цветки расположены в пазухах прицветников расставленными пучками по 2—4 на цветоножках до 3 мм дл., часто почти сидячие. Чашечка 6—9 мм дл., с ланцетными долями. Венчик желтый, 20—40 см в диам., тычинки с нитями без фиолетового опушения и с не нисбегающими пыльниками.

Нами обнаружена лишь одна группа особей *V. undulatum* в фазе конца цветения на каменистом склоне к железной дороге недалеко от берега Камышевой бухты в сообществе с петрофильными и степными многолетниками и некоторыми эфемерами. Находка этого вида в Крыму очень интересна в ботанико-географическом отношении, так как он пока известен только из Греции (в том числе в Македонии), Югославии и Албании. Однако мы предполагаем, что в будущем он будет найден также в Болгарии и Турции. Возможность заноса этого вида в Крым человеком не исключена, но мало вероятна. Крымские экземпляры вполне сходны с хранящимися в Гербарии БИНа «топотипом» *V. undulatum* из гербария Шрадера. Этот топотип был собран в 1804 г. в Парижском ботаническом саду и несомненно происходит от культивировавшегося здесь же типа этого вида.

4. *Taraxacum murbeckianum* Hagl. 1939, Bot. Not. (Lund) 1939:538, fig. 3; Van Soest, 1965, Acta Bot. Neerl. 14, 1 : 42.

Южный Крым, на влажной западине у северного подножья горы Аюдаг, 2 IV 1979, № 34, Н. Цвелев.

Этот вид легко отличается от других крымских одуванчиков, так как принадлежит к секции *Palustria* Dahlst., бывшей до этого неизвестной не только в Крыму, но и на юге Украины. Ближайший к нему вид секции — *T. klokovii* Litvinenko — спорадично распространен на пойменных лугах лесостепной полосы европейской части СССР от Киевской и Черкасской областей до Харьковской обл. включительно и отличается от *T. murbeckianum* более широкими (ланцетно-яйцевидными, а не широколанцетными) наружными листочками обертки с узким и малозаметным перепончатым краем. Следует отметить, что Б. К. Шишкин (1964 : 476) и другие авторы ошибочно относили *T. klokovii* к секции *Macrocornutae* Van Soest, хотя он является вполне типичным видом секции *Palustria*. Кроме этих двух видов, в СССР встречаются лишь немногие представители преимущественно западноевропейской секции *Palustria*: литоральные прибалтийские виды *T. balticum* Dahlst. и *T. suecicum* Hagl., с которыми мы считаем возможным объединить несколько очень близких апомиктических видов, распространенных на побережье Балтийского моря, а также лишь в последнее время отмеченный А. О. Хааре (1979 : 242) в окрестностях Гатчины (Ленинградская обл.) *T. heleonastes* Hagl., вероятно, являющийся здесь заносным, но натурализовавшимся растением. Определение последнего вида принадлежит нам, однако в настоящее время мы считаем, что гатчинские экземпляры, имеющие довольно хорошо развитую пыльцу (у *T. heleonastes* она отсутствует), правильнее определять как *T. hollandicum* Van Soest (1942, Nederl. Kruidk Arch. 52 : 226), распространенный в Голландии, Бельгии, Франции, Швейцарии и ФРГ (Van Soest, 1965). Впрочем виды *T. hollandicum*, *T. heleonastes*, *T. apiculatum* Van Soest и *T. vestrogothicum* Dahlst. представляются нам настолько слабо отличающимися друг от друга, что их стоит объединить в один — *T. vestrogothicum* Dahlst. 1911, Ark. Bot. (Stockholm) 10 (11) : 25, в таком более широком понимании распространенный в Северной и Средней Европе (описан он из Южной Швеции). Интересно, что все виды секции *Palustria* флоры СССР: *T. balticum*, *T. suecicum*, *T. vestrogothicum*, *T. klokovii* и *T. murbeckianum*, составляют как бы единый ряд, в котором первые два вида наиболее отличаются от *T. officinale* Wigg., а два последних заметно к нему приближаются, как по внешнему облику, так и по строению семянок.

T. murbeckianum — часто разветвленное у основания растение 10—30 см выс., с краснеющими стрелками и черешками листьев. Последние перисто-раздельные, с 3—6 немного назад отклоненными довольно широкими цельнокрайными или почти цельнокрайными долями с каждой стороны. Обертки 1.3—1.7 см дл., с лишенными рожков листочками обертки, из которых наружные широколанцетные, травянисто-перепончатые, с беловато-перепончатой каймой по краю, более или менее прилегающие к внутренним листочкам. Цветки желтые. Расширенная часть еще недоразвитых семянок 2.5—3 мм дл., в верхней части покрытая шипиками; пирамидка 0.2—0.5 мм дл., хохолок 5—6 мм дл.

Этот вид известен из Греции и Турции (Van Soest, 1965 : 42), но, вероятно, будет найден и в Болгарии. О внешнем облике *T. murbeckianum* можно судить по изображению его типа («Armenischer Taurus, Massiv oberhalb dem Dorfe Darnis Ashaqi nördlich von Shatak, 2500 m, 26 VI 1936, Frödin» — в Гербарии Стокгольма), а также по имеющемуся в Гербарии БИНа экземпляру: «P. Sintenis, Iter trojanum 1883, Renkoei, in montosis, 10 IV 1883, № 260», дублет которого отнесен J. Van Soest (1965) к *T. murbeckianum*. Мы обнаружили в Гербарии БИНа еще 2 дефектных (плохо сохранившихся, с бутонами) экземпляра *T. murbeckianum* из Крыма: «Soudagh (Судак), № 82 (p. p.), Ch. Steven» и «Алупка, у дачи Плечко, 6 IV 1900, Арсентьев», так что, по-видимому, он распространен на Южном берегу Крыма довольно широко.

5. *Taraxacum hellenicum* Dahlst. 1926, Acta Horti Berg. 9,1 : 11, fig. 5; R. Doll, 1976, Feddes Repert. 87, 9—10 : 480.

Крым, каменистые места у шоссе под горой Кошка близ Симеиза, 7 IV 1979, № 126, Н. Цвелев.

Принадлежит к секции *Scariosa* Hand.-Mazz. emend. Dahlst., представленной в Крыму довольно широко распространенным здесь, цветущим осенью (часто до начала декабря) видом *T. hybernum* Stev. и вряд ли заслуживающим выделения из него *T. pobedimoviae* Schischk. Относительно недавно с северного побережья Сиваша («Генический р-н, северный берег Сиваша, о. Куюк-Тук, 23 IV 1936, О. Коваленко» — LE) был описан еще вид *T. ziwaschum* Doll (1976, Feddes Repert. 87, 9—10 : 495), отнесенный его автором к секции *Scariosa*. Экземпляры, несомненно принадлежащие к этому виду и не отличимые от типовых, были собраны нами у подножья Аюдага («Крым, засоренный щебнистый склон, у северного подножья горы Аюдаг, 7 IV 1979, № 36, Н. Цвелев»), но мы считаем этот вид не только принадлежащим к секции *Erythrosperma* Dahlst., но и очень близким к типовому виду этой секции — *T. erythrospermum* Andrz. (=*T. beckeri* Van Soest), который отличается от *T. ziwaschum* лишь отсутствием сизоватого налета на наружных листочках обертки (у *T. ziwaschum* он хорошо заметен и на сухих экземплярах), а также в среднем — менее развитыми рожками на листочках обертки и в большей степени рассеченными листьями. В отличие от видов секции *Scariosa* *T. ziwaschum* имеет лишь очень узкую беловатую кайму на листочках обертки, которая обычно есть и у *T. erythrospermum*.

Подобно *T. hybernum* *T. hellenicum*—небольшое растение с толстым стержневым корнем и шерстисто-волокнистым войлочком у основания листовых розеток. Наружные листочки обертки у него также почти целиком перепончатые, беловатые, более или менее прилегающие к внутренним листочкам. Однако *T. hellenicum* цветет весной, а не осенью, и листья у него очень глубоко рассечены на длинные (до 1.5 см дл.) и узкие доли, а конечная доля небольшая и узкая.

T. hellenicum был известен из Греции, Югославии, Турции, Израиля, Ливана и Сирии (Doll, 1976 : 480). В Гербарии БИНа имеется изотип этого вида: «De Heldreich Herbarium Normale N 951, Attica: in collibus maritimis prope Ergastiria Laurii in scoriis metallorum, 4 III 1887», вполне сходный с крымскими экземплярами этого вида. Кроме того, нами обнаружен в Гербарии еще один дефектный, но несомненно принадлежащий к *T. hellenicum* экземпляр из Крыма тоже из окрестностей Симеиза: «Ай-Панда близ Симеиза, 13 IV 1898, коллектор неизвестен» (LE).

Таким образом, вместе с обнаруженными впервые нами в Крыму 2 восточно-средиземноморскими (скорее балкано-малоазиатскими) видами в Крыму

встречаются 8 видов одуванчиков, не считая трудноразпознаваемых апомиктических видов из родства *T. officinale* и *T. erythrospermum*. Это *T. officinale* Wigg., *T. murbeckianum* Hagl., *T. tauricum* Kotov, *T. erythrospermum* Andrz., *T. ziwaschum* Doll, *T. hellenicum* Dahlst., *T. hybernum* Stev., *T. bessarabicum* (Hornem.) Hand.-Mazz.

ЛИТЕРАТУРА

Хааре А. О. (1979). Новое местонахождение реликтовых видов в Ленинградской области. Нов. сист. высш. раст., 15. — Шишкин Б. К. (1964). Род одуванчик — *Taraxacum* Wigg. В кн.: Флора СССР, 29. М.; Л., Наука. — Doll R. (1976). Die Section *Scariosa* H.-M. emend. Dahlst. der Gattung *Taraxacum*. Feddes Repert., 87, 9—10. — Van Soest J. L. (1965). *Taraxacum* sect. *Palustria* Dahlstedt. Acta Bot. Neerl. 14, 1.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 6 IV 1982.

УДК 582.29 (571.52)

Н. В. Седельникова

НОВЫЕ ДЛЯ ФЛОРЫ СССР ВИДЫ ЛИШАЙНИКОВ ИЗ НАГОРЬЯ САНГИЛЕН ТУВИНСКОЙ АССР

N. V. SEDELNIKOVA. NEW SPECIES OF LICHENS FOR THE FLORA OF THE USSR FROM SANGILEN UPLAND OF TUVINIAN ASSR

Приводятся 7 новых для СССР видов лишайников. Для четырех видов даны диагнозы, так как они отсутствуют в отечественной литературе.

При обработке коллекций лишайников, собранных на нагорье Сангилен Тувинской АССР во время экспедиций летом 1978—1979 гг., были обнаружены новые для СССР виды: *Stenhammarella turgida*, *Squamarina nivalis*, *Caloplaca hedinii*, *Lecidea hedinii*, *Acarospora montana*, *A. verruculosa* и *Rhizoplaca baranowii*. Так как для первых четырех видов нет диагнозов в отечественной литературе, ниже приводятся их описания; для видов рода *Acarospora* Massal. и *Rhizoplaca baranowii* даются лишь местонахождения, диагнозы их можно найти у Н. С. Голубковой (1978, 1980).

Прежде чем приводить описания видов, отметим, что *Stenhammarella turgida* долгое время относили к роду *Biatora* Ach. emend. Koerb. (его описал Е. Ахариус как *B. turgida*). Позднее этот же вид был описан А. Цальбрукнером как *Lecidea habana*. Лишь в последние годы H. Hertel (1977) на основании своеобразного строения апотеция совершенно справедливо выделил его в отдельный род сем. *Lecideaceae*, который пока представлен одним видом.

Stenhammarella turgida (Ach.) Hertel, Khumbu Himal, 6, 3, 1977 : 341 (=*Biatora turgida* Ach.).

Слоевище эпилитное, очень тонкое, в виде больших (до 4—5 см шир.) матовых пятен, однообразно накипное, иногда пылистое, желто-буроватое, серовато-желтоватое, серовато-палевое. Подслоевище незаметное. Апотеции сливаются по 2—3, полупогруженные в субстрат, около 0.5—2 мм в диам., черные, голые. Характерным признаком рода является наличие инволюкреллюма, буровато-черного до черного, с боков охватывающего гимений. Эпигимений (верхняя часть эпитеция) оливково-коричневый, 15—20 мкм толщ. Эпитеций буроватый, желтовато-рыжеватый, 10—15 мкм толщ. Гимениальный слой бесцветный, желтоватый, светло-рыжеватый, 130—150 (190) мкм выс. Субгимений бесцветный, до 50 мкм выс. Гипотеций светлый до бледно-коричневатого. Парафизы не расплываются в слизь, анастомозирующие, тонкие, до 1.8 мкм толщ. Апикальные концы парафиз септированные, до 3 мкм толщ. Сумки булавовидные, 100—150×25—30 мкм, с 8 спорами. Споры шаровидные, широкоовальные,

широкоэллипсоидные, бесцветные, одноклетные, 20—30×11—20 мкм, с хорошо заметной оболочкой до 1 мкм толщ.

Слоевище от K, C, KC, P, I[1] окраску не изменяет; гимений от I синеет.

На северном склоне скалистых обнажений в бассейне р. Нарын по правому берегу ручья Кара-Суг, на доломитах, 2500 м над ур. м., 7 VII 1978; на северном склоне скалистых обнажений по истокам р. Карги, на доломитах, 2500 м над ур. м., 13 VII 1979 и по истокам р. Карги на известняках, 2600 м над ур. м., 15 VII 1979.

Общее распространение: Китай, Пиренеи, Альпы, Западные Карпаты.

Squamarina nivalis Frey et Poelt, Mitt. Bot. Staatssamml. München, 19—20, 1958 : 535.

Слоевище в виде розеток, большое, до 5 см в диам. (но встречаются розетки и поменьше), довольно толстое, до 1 см толщ., относительно плотно прикрепленное к субстрату, лишь по краю обычно рыхло прилегающее, ареолированное, по краю лопастное, белое до слегка беловато-желтоватого. Лопасти плоские, широкие, с шириной, превосходящей длину. С нижней стороны слоевище светлое. Апотеции преимущественно рассеянные, иногда собранные, неправильно округлые, вначале погруженные, позднее часто полупогруженные до сидячих, 0.8—2 (3) мм в диам. Слоевищный край тонкий, позднее исчезающий. Диск плоский, до слегка выпуклого, светло-бурый, светло-охристый. Эксципул до 60—70 мкм толщ. Эпитеций желтоватый, светло-буроватый, до 15 мкм толщ. Гипотеций бесцветный, до 70 мкм толщ. Гимениальный слой бесцветный, 70—80 мкм выс. Сумки цилиндрические, 35—45×10—12 мкм, с 8 спорами. Споры бесцветные, овальные одноклетные, 11—16×7—9 мкм.

Слоевище от K, C, KC, P, I окраску не изменяет.

В верховьях р. Нарын, на склоне северо-восточной экспозиции, в рододендроновой тундре на известковой почве с лишайниками *Phaeorrhiza nimbosa* (Fr.) Mayrhofer et Poelt, *Fulgensia bracteata* (Hoffm.) Räs., *Psora decipiens* (Ehrh.) Hoffm., 2490 м над ур. м., 25 VI 1978; в истоках р. Карги, на известковой почве западного склона, в щебнистой тундре в сообществе с теми же лишайниками, 2500 м над ур. м., 17 VII 1979.

Вид описан с Тирольских гор Австрии, где был найден в высокогорьях (Poelt, 1958).

Caloplaca hedinii H. Magn., Lichens from Central Asia, I, 1940 : 141[2].

Слоевище небольшое, округлое, радиальное, 1—3 см в диам., в центре ареолированное, по краям лопастное. Часто объединяются несколько слоевищ, формируя комплексные слоевища. Центральные ареолы бородавчатые, желтовато-белые, 0.3—0.5 мм шир. Лопасти радиальные, выпуклые, 3—5 мм дл., 0.5—1 мм шир., 0.3—0.5 мм толщ. Апотеции расположены в центре, 0.5—0.7 мм в диам. Молодые апотеции с краем такого же цвета, как и слоевище. Позднее слоевищный край исчезает. Диск плоский, округлый, ярко-желтый, оранжевый. Эксципул латеральный, мелкоклеточный, 14—17 мкм толщ. Гипотеций бесцветный, до 100 мкм толщ. Эпитеций желтоватый, светло-рыжеватый, светло-коричневатый, 10—15 мкм толщ. Гимениальный слой бесцветный, 55—60 (80) мкм выс. Парафизы не очень четкие, 1.5 мкм толщ., с полушаровидными или булавовидными клетками на концах. Сумки булавовидные, 40—55×12 мкм, с 8 спорами. Споры овальные, бесцветные, биполярные, 13—17×6—7 мкм, с перетяжкой 2.5—3 мкм.

Слоевище от K, C, KC окраску не изменяет. Эпитеций от K становится пурпурным. Гимениальный слой от I окрашивается в темно-голубой цвет.

Истоки р. Карги, выходы известняков, на известьсодержащих породах, 2600 м над ур. м., 14 VII 1979.

Известен и описан из Китая, где найден на известняках (2500 и 4100 м над ур. м.).

Lecidea hedinii H. Magn., Lichens from Central Asia, I, 1940 : 56.

---

[1] Общепринятые в лихенологии сокращенные обозначения реактивов.

[2] Вид указывался впервые для СССР Н. С. Голубковой (1973) как *Gasparrinia hedinii* из Восточного Памира без диагноза.

Слоевище в виде толстой, 1—2 мм толщ. корки, буровато-зеленоватое, серовато-буроватое, бледно-буровато-желтое, бронзово-буроватое, матовое или слегка блестящее, слагается из плосковатых, но большей частью выпуклых, в центре угловатых и бесформенных, около 1—2.2 мм дл., тесно скученных ареол, которые к краю разрастаются в чешуйки с неровной потрескавшейся поверхностью. Нижняя поверхность слоевища светлая. Подслоевище незаметное. Апотеции рассеянные или чаще скученные, сливающиеся по нескольку в клубочки, 0.5—2 мм в диам. (напоминают уменьшенный плод малины). Диск голый, черный (при смачивании становится красновато-коричневым), выпуклый, без заметного собственного края. Эксципул бесцветный, до 40 мкм толщ. Эпитеций рыжеватый, буровато-рыжеватый, 10—15 мкм толщ. Гимениальный слой бесцветный, 85—100 мкм выс. Парафизы простые, тонкие, плотно сросшиеся. Гипотеций бесцветный, светло-желтоватый, 75—90 мкм толщ. Сумки булавовидные, 40—45×16—20 мкм, с 8 спорами. Споры овальные, бесцветные, одноклетные, 7—10 (11)×4.5—6 (7) мкм.

Слоевище от K не изменяется или слегка краснеет, от C и P окраску не изменяет. Эпитеций от K окраску не изменяет. Гимений от I синеет.

Бассейн р. Нарын, юго-восточный склон, песчаники с известью, 2400 м над ур. м., 7 VII 1978; южный склон в окрестностях оз. Терехоль, на граните, 5 VIII 1978; остепненный склон в 2 км от впадения р. Сольбельдер в р. Балыктыг-Хем, на песчаниках с содержанием извести, 2150 м над ур. м., 5 VII 1979; склон восточной экспозиции в истоках р. Карты, на известьсодержащих песчаниках, 2300 м над ур. м., 10 VII 1979; левый берег р. Сольбельдер, южный склон, на гранитах, 2100 м над ур. м., 18 VII 1979.

Acarospora montana H. Magn. (Голубкова, 1978 : 253).

Окрестности оз. Терехоль, на граните, 5 VIII 1978.

Acarospora verruculosa H. Magn. (Голубкова, 1978 : 255).

Остепненный склон в 2 км от впадения р. Сольбельдер в р. Балыктыг-Хем, известьсодержащие песчаники, 2000 м над ур. м., 5 VII 1979.

Rhizoplaca baranowii (Poelt) Golubk. (Голубкова, 1981 : 79).

Окрестности оз. Терехоль, склон южной экспозиции, почва, 700 м над ур. м., 5 VIII 1978; остепненный склон у левого берега р. Балыктыг-Хем, почва, 2100 м над ур. м., 5 VII 1979; долина р. Карты, впадение р. Баян-кол в р. Карты, склон юго-восточной экспозиции, почва, 1700 м над ур. м., 2 VIII 1979.

ЛИТЕРАТУРА

Голубкова Н. С. (1973). Первый систематический список лишайников Восточного Памира. Нов. сист. низш. раст., 10. — Голубкова Н. С. (1978). Сем. *Acarosporaceae*. В кн.: Определитель лишайников СССР, 5. Л., Наука. — Голубкова Н. С. (1980). О плодовых телах кочующих лишайников *Aspicilia lacunosa* Mereschk. и *Lecanora baranowii* Poelt. Нов. сист. низш. раст., 17. — Голубкова Н. С. (1981). Конспект флоры лишайников МНР. Л., Наука. — Hertel H. (1977). Gesteinsbewohnende Arten der Sammelgattung *Lecidea* (Lichens) aus Zentral-, Ost- und Südasien. Khumbu Himal, 6, 3. München. — Magnusson A. H. (1940, 1944). Lichens from Central Asia, I, II. Stockholm. — Poelt J. (1958). Die lobaten Arten der Flechtengattung *Lecanora* Ach. sensu ampl. in der Holarktis. Mitt. Bot. Staatssamml., 19—20.

Центральный сибирский ботанический сад СО АН СССР, Новосибирск.

Получено 11 III 1981.

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

УДК 581.9(470.68)

П. Л. Львов

ЗАМЕЧАТЕЛЬНЫЕ БОТАНИЧЕСКИЕ ОБЪЕКТЫ РАЙОНА ГУНИБА (ДАГЕСТАНСКАЯ АССР)

P. L. LVOV. REMARKABLE BOTANICAL OBJECTS OF THE GUNIB REGION (DAGHESTAN)

Характеризуется растительный покров Гуниба Дагестанской АССР — замечательного уголка природы Кавказа. Приводятся списки редких видов и эндемиков. Ставится вопрос о создании на Гунибе национального парка.

Вследствие антропогенного воздействия быстро сокращаются площади лесов, лугов и степей, на грани исчезновения находятся многие фитоценозы с редкими видами растений. В президентском адресе XII Международному ботаническому конгрессу А. Л. Тахтаджян (1976 : 754) отметил, что «исчезновение не только многочисленных популяций, но и многих видов и даже родов организмов означает необратимую эрозию зародышевой плазмы, потерю часто очень ценного материала для интродукции и селекции» и что существование человека и его будущее зависят от растительного мира как важнейшего компонента естественной среды обитания человека. Обеднение растительного мира, потеря его экосистемами способности к саморегуляции и стабильности, снижение продуктивности и прямое его уничтожение, усилившиеся в последнее время, вызывают тревогу. Поэтому одной из неотложных задач является составление списков редких и исчезающих видов растений и фитоценозов с указанием их естественных местообитаний и желательных мер охраны.

В процессе изучения лесной, горно-ксерофитной, горно-степной, водно-болотной и других типов растительности Дагестана были выявлены редкие фитоценозы, в составе которых встречаются многие полезные и редкие виды растений (Львов, 1976, 1979, 1980). По своему растительному покрову одним из интереснейших уголков Дагестана является Гуниб. Площадь изолированного верхнего плато Гунибской горы около 20 км². А. А. Гроссгейм (1948) отмечал, что известковое плато имеет два склона, образующих в центре пониженную котловину. Северные склоны заняты березовым лесом с преобладанием эндемичной березы *Betula raddeana* Trautv., а на южном склоне — ксерофильная растительность с большой примесью субальпийских элементов; на обрывистых известковых склонах и осыпях — богатая эндемичными формами скально-осыпная растительность.

Верхний Гуниб давно привлекает внимание специалистов (ботаников, географов) и путешественников. Из ботаников в Гунибе были В. И. Липский (1891), Г. И. Радде (1901), Н. А. Буш (1905), Н. И. Кузнецов (1910), Гроссгейм (1925). Последний наиболее полно охарактеризовал растительный покров Гуниба в работе «Типы растительности северной части нагорного Дагестана», вышедшей в 1925 г. Нельзя не упомянуть также имени местного лесничего Д. Бутаева, много сделавшего для изучения растительности горного Дагестана, в том числе и Гуниба; одну из своих работ он так и назвал «Верхний Гуниб и Гунибская березовая роща» (1916). Многих ученых восхищала Гунибская березовая роща с реликтом третичного периода — березой Радде, поэтому еще в дореволюционный период Кузнецов (1913 : 214—215) писал: «Я бы запре-

тил всякую рубку лесов на Верхнем Гунибе, всякую пастьбу скота здесь, сенокосы и сделал бы грандиозный национальный парк, интересный для нас и как памятник природы и еще больше как исторический памятник . . . Гуниб мог бы быть настоящим национальным парком, не хуже национальных парков Америки».

Следует, однако, признать, что сведения о составе флоры Гуниба до сих пор неполны, устарели; нет, в частности, ни одной статьи о редких, реликтовых и эндемичных видах. Вопросы охраны растительного покрова Гуниба, организации здесь национального парка или горного ботанического сада стали еще более актуальными. В связи с усиленным выпасом скота и открытием на Гунибском плато туристской базы, пансионата, санатория, пионерского лагеря занятые лесом площади сокращаются. Происходят уплотнение почвы лесов, ухудшение водного режима, уничтожение лесной подстилки и травяного покрова, прекращается естественное возобновление лесообразующих пород. Снижается верхний предел леса. Так, в 1916 г. Бутаев отмечал верхнюю границу леса на высоте 2100 м, сейчас она расположена на высоте 1900—1950 м над ур. м.

Ниже мы кратко охарактеризуем растительный покров северных и южных склонов Гуниба.

Гунибская березовая роща и примыкающие к ней субальпийские луга расположены на северном склоне известнякового плато, высшая точка которого (маяк) находится на высоте 2351 м над ур. м. Леса начинаются с 1450 м, верхняя граница леса — с 1950 м. Основной лесообразующей породой являются представители рода *Betula* L.: *B. litwinowii* Doluch., *B. pendula* Roth и *B. raddeana.* Последний вид заслуживает самой тщательной охраны как реликт и эндемик Центрального Кавказа. Береза Радде была описана из Гуниба, здесь выявлено и большое ее разнообразие, изучение которого очень важно для решения вопросов эволюционной теории. Среди других лесообразующих пород — сосна Сосновского, граб кавказский, липа сердцелистная, встречаются также клен полевой, осина, рябина обыкновенная, груша кавказская, ясень обыкновенный. В подлеске наблюдаются бересклет бородавчатый, барбарис, кизильник. В травяном покрове можно видеть как лесные виды, так и виды субальпийских лугов.

Березовые леса Гуниба наиболее подробно охарактеризованы Гроссгеймом (1925). Он выделил: 1) березняк с моховым покровом; 2) березняк с доминированием высокотравных *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, *Bromopsis benekenii* (Lange) Holub, *Brachypodium sylvaticum* (Huds.) Beauv.; 3) березняк с доминированием видов субальпийских лугов: *Primula macrocalyx* Bunge, *Thalictrum foetidum* L., *Viola* sp.; 4) березняк с преобладанием *Valeriana tiliifolia* Troitzk. По новейшим данным (Магомедмирзаев, 1966), на Гунибском плато распространены разнотравно-злаковые и субальпийско-разнотравные ассоциации березняков. Разнотравно-злаковые березняки приурочены к коричневым каменистым почвам северо-восточных склонов и расположены на высоте 1450—1500 м над ур. м. Лесообразующей породой является *Betula litwinowii* (сомкнутость крон 0.6, высота 6 м), в подлеске — *Rosa oxyodon* Boiss., *Juniperus oblonga* Bieb.; в травяном покрове доминируют *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, *Trisetum rigidum* (Bieb.) Roem. et Schult., *Astrantia biebersteinii* Trautv., *Pteridium aquilinum.*

Выше по склону, на высоте 1800—1890 м, размещаются ассоциации с лесообразующей породой *Betula pendula* (сомкнутость крон 0.7, высота 12 м, диаметр 40 см, возраст 70 лет), имеется примесь берез Радде и Литвинова. В травяном покрове доминирует *Festuca rubra* L. со значительным участием *Astrantia biebersteinii* и *Calamagrostis arundinacea.* На почве названных фитоценозов местами выделяются подушки мхов из *Dicranum scoparium* (L.) Hedw., *Mnium undulatum* (L.)Weis., *Pleurozium schreberi* (Willd.) Mitt.

На северо-восточных склонах на высоте 1900—1950 м встречаются сосняки из *Pinus sosnowskyi* Nakai (сомкнутость крон 0.6, высота 12—15 м, возраст 50—60 лет); в подлеске единично — *Juniperus oblonga*; в травостое, кроме доминирующих *Calamagrostis arundinacea* и *Festuca ovina* L., отмечены *Carex humilis* Leyss., *Melica picta* C. Koch, *Anthoxanthum alpinum* A. et D. Löve, *Pyrethrum roseum* (Adams) Bieb. Встречаются и бореальные виды: *Orthilia secunda* (L.)

House, *Pyrola rotundifolia* L., *Moneses uniflora* (L.) A. Gray, *Goodyera repens* (L.) R. Br., *Rhytiadiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst.

Выше березовых и сосновых лесов расположены овсяницевые луга с доминированием *Festuca woronowii* Hack. и *F. rubra*. Из других видов встречаются *Briza media* L., *Hordeum violaceum* Boiss. et Huet, *Trifolium ambiguum* Bieb., *T. canescens* Willd., *Lotus caucasicus* Kuprian. ex Juz., *Lilium monadelphum* Bieb., *Scabiosa caucasica* Bieb., *Leucanthemum vulgare* Lam., *Betonica macrantha* C. Koch, *Gladiolus tenuis* Bieb., *Polygonum carneum* C. Koch, *Dracocephalum austriacum* L., *Filipendula vulgaris* Moench, *Campanula grossheimii* Charadze, *C. trautvetteri* Grossh. ex Fed., *Inula orientalis* Lam., *Pyrethrum roseum*, *Linum hypericifolium* Salisb.

Восточные склоны Гуниба занимают заросли можжевельника продолговатого с примесью спиреи зверобоелистной и видов шиповника. Из травянистых видов встречаются и некоторые эндемики: *Salvia daghestanica* Sosn., *Campanula hohenackeri* Fisch. et C. A. Mey., *C. sarmatica* Ker-Gawl., *Psathyrostachys daghestanica* (Alexeenko) Nevski, *Scorzonera filifolia* Boiss., *Asperula alpina* Bieb., *Iris timofejewii* Woronow и др.

Для отвесных обрывов северных склонов Гуниба Гроссгейм (1925) приводит из кустарников *Colutea orientalis* Mill., *Spiraea hypericifolia* L., а из травянистых видов — *Kemulariella rosea* (Stev. ex Bieb.) Tamamsch., *Campanula sarmatica*, *Asplenium ruta-muraria* L., *Pulsatilla albana* (Stev.) Bercht. et J. Presl, *Polygala anatolica* Boiss. et Heldr., *Pedicularis chroorrhyncha* Vved., *Psathyrostachys rupestris* (Alexeenko) Nevski.

На щебнисто-каменистых почвах осыпных северных склонов наблюдаются места лугостепи с участием в злаковом покрове ковыля. Среди кустов спиреи зверобоелистной и видов шиповника выделяются куртины *Stipa pulcherrima* C. Koch, *Koeleria cristata* (L.) Pers., *Phleum phleoides* (L.) Karst., *Poa pratensis* L., *Galium verum* L., *Echium russicum* J. F. Gmel., *Scabiosa ochroleuca* L., *Onobrychis biebersteinii* Širj., *Nepeta cyanea* Stev., *Anthemis fruticulosa* Bieb.

На южных склонах развиваются безлесные формации с преобладанием так называемой горно-ксерофитной растительности, которая существенно отличается от растительности северных склонов как по своему характеру, так и по составу. Кузнецов (1910) отмечал, что горно-ксерофитная растительность наиболее интересна с точки зрения истории флоры страны. В ее составе немало редких и эндемичных видов Дагестана с узким или разорванным ареалом, представляющих большой научный и практический интерес.

На осыпях южных склонов из ксерофитных кустарников растут *Rhamnus pallasii* Fisch. et C. A. Mey., *Rh. awarica* Sachok., *Tragacantha denudata* (Stev.) Stev., *Spiraea hypericifolia*, *Ephedra procera* Fisch. et C. A. Mey., *Lonicera iberica* Bieb., *Paliurus spina-christi* Mill.

Из видов травянистых растений наиболее обычны *Salvia daghestanica*, *Scabiosa gumbetica* Boiss.

Недалеко от крепости в разреженном травяном покрове можно видеть редкие эндемики Дагестана: *Alyssum daghestanicum* Rupr., *Psathyrostachys rupestris*, *Campanula daghestanica* Fomin, *Allium gunibicum* Miscz. ex Grossh., *Medicago daghestanica* Rupr. ex Boiss., *Convolvulus ruprechtii* Boiss., *Rhamnus awarica*. Из других интересных видов отметим *Astragalus haesitabundus* Lipsky, *Reseda globulosa* Fisch. et C. A. Mey., *Nepeta cyanea*, *Anthemis marschalliana* Willd., *Teucrium polium* L., *Lappula squarrosa* (Retz.) Dumort., *Onosma caucasica* Levin ex M. Pop., *Androsace barbulata* Ovcz., *Fumana procumbens* (Dun.) Gren. et Godr., *Peganum harmala* L., *Amberboa glauca* (Willd.) Grossh.

В незамкнутых фитоценозах южных склонов, в частности на степных участках, были выявлены многочисленные виды, в том числе и эндемичные: *Stipa daghestanica* Grossh., *Hypericum asperuloides* Czern. ex Turcz., *Medicago gunibica* Vass., *M. daghestanica*, *Satureja subdentata* Boiss., *Astragalus owerinii* Bunge, *A. alexandri* Charadze, *Dianthus awaricus* Charadze, *Pyrethrum leptophyllum* Stev. ex Bieb., *Psathyrostachys daghestanica*, *Helianthemum dagestanicum* Rupr., *Salvia daghestanica*, *Scabiosa gumbetica*, *Alyssum daghestanicum*.

По предварительным данным, в районе Гуниба выявлено около 50 дагестанских и общекавказских эндемичных видов. Для выяснения истории флоры

наибольший интерес представляют местные дагестанские эндемики. «Под именем дагестанской группы, — писал Гроссгейм (1936 : 60), — мы подразумеваем ареалы тех видов, которые по своему происхождению связаны с внутренним Нагорным Дагестаном, преимущественно его известковой, в меньшей степени со сланцевой частью. Количество таких видов велико (86), ареалы их очерчены обычно четко». Он отмечал также, что среди дагестанских эндемиков нет фанерофитов, ничтожно мало геофитов и терофитов. Всю массу составляют многолетники с преобладанием гемикриптофитов, но с довольно явственным количеством хамефитов. Резко выражено преобладание ксерофитного типа над мезофильным.

Из группы дагестанских эндемиков в районе Гуниба произрастают *Alyssum daghestanicum*, *Astragalus daghestanicus* Grossh., *A. fissuralis* Alexeenko, *A. haesitabundus*, *A. owerinii*, *A. ruprechtii* Bunge, *A. salatavicus* Bunge, *Campanula caucasica* Bieb., *C. daghestanica*, *Convolvulus ruprechtii*, *Helianthemum dagestanicum*, *Iris timofejewii*, *Medicago daghestanica*, *Psathyrostachys daghestanica*, *P. rupestris*, *Pyrethrum leptophyllum*, *Salsola daghestanica* (Turcz.) Turcz., *Salvia daghestanica*, *Scabiosa gumbetica*, *Stipa daghestanica* и некоторые другие, упомянутые выше.

Особый интерес представляют такие эндемики, locus classicus для которых является Гуниб. В классических местонахождениях редкие виды должны охраняться в первую очередь. К ним относятся *Allium gunibicum*, *Astragalus alexandri*, *Dianthus awaricus*, *Medicago gunibica*, *M. virescens* Grossh., *Psephellus czerepanovii* Alieva, *Rhamnus awarica*, *Scutellaria granulosa* Juz.

Как отмечал Гроссгейм (1936 : 60), «ареалы видов дагестанского происхождения часто ограничиваются только одним Дагестаном, но известен также целый ряд случаев миграции их на запад и юг по подходящим местообитаниям Главного хребта».

Большой группой эндемиков представлен кавказский тип ареала: *Betula raddeana*, *Pypus caucasica* Fed., *Rosa oxyodon*, *Amberboa glauca*, *Anthemis fruticulosa*, *A. marschalliana*, *Asperula alpina*, *Astrantia biebersteinii*, *Campanula hohenackeri*, *C. sarmatica*, *Hypericum asperuloides*, *Lilium monadelphum*, *Nepeta cyanea*, *Onobrychis biebersteinii*, *Salvia daghestanica*, *Gypsophila capitata* Bieb., *Scorzonera filifolia*, *Senecio lapsanoides* DC., *Silene ruprechtii* Schischk., *Valeriana tiliifolia*.

Из ареологического анализа видно, что в формировании видового состава флоры участвовало несколько флористических центров. Наряду с видами кавказско-дагестанского типа ареала, бореального, видную роль в составе флоры Гуниба играют виды переднеазиатского и средиземноморского классов ксерофильного типа. К первому классу относятся *Rhamnus pallasii*, *Lonicera iberica*, *Berberis iberica* Stev. et Fisch. ex DC., *Cerasus incana* (Pall.) Spach, *Salvia verbascifolia* Bieb., ко второму — *Paliurus spina-christi*, *Ephedra procera*, *Kochia prostrata* (L.) Schrad., *Zygophyllum fabago* L., *Allium moschatum* L., *Silene ruprechtii*.

Таким образом, наличие в горно-ксерофитной флоре Гуниба большой группы дагестанских эндемиков, в том числе и видов, впервые описанных отсюда, делает ее оригинальной.

Как известно, Кузнецов (1910), Гроссгейм (1948) и другие ботаники считали Дагестан одним из древних очагов формирования горно-ксерофитной растительности и полагали, что этот тип растительности существует с третичного периода. А. Л. Харадзе (1962 : 11) также отмечала, что «древняя флора ксерофитов лучше сохранилась на замкнутой территории внутреннего Дагестана, менее подвергнувшейся влиянию оледенения».

А. Г. Еленевский (1966), проанализировавший группу дагестанских эндемиков (72 вида), выделил из нее 31 вид палеоэндемиков, в том числе *Astragalus daghestanicus*, *A. fissuralis*, *Campanula daghestanica*, *Helianthemum dagestanicum*, *Pyrethrum leptophyllum*, *Salvia daghestanica*, *Scabiosa gumbetica* и другие, произрастающие и в Гунибе.

Постановлением Дагестанского обкома КПСС и Совета Министров Дагестанской АССР Гунибское плато объявлено памятником природы. На этой

основе пора создать здесь национальный парк, о чем Кузнецов писал еще в 1913 г.

Организация национального парка в Гунибе позволила бы сохранить редкую флору Горного Дагестана и интродуцировать многие дагестанские эндемики, некоторые реликты, исчезающие виды и даже фрагменты растительных сообществ. Это тем более важно, так как в Дагестане нет пока ни одного заповедника, хотя растительные ресурсы республики богаты и разнообразны. Одних только деревьев, кустарников, лиан и полукустарников насчитывается более 280 видов, а это большое богатство. Много в республике редких видов, эндемиков и реликтов. Некоторые из них (около 40 видов) вошли в «Красную книгу» (1975). Актуальной задачей является составление «Зеленой книги СССР», включающей редкие и исчезающие растительные сообщества («Резолюция. . .» : 916). Известно, что легче сохранять целые растительные комплексы или ландшафты, чем отдельные виды. Таким образом, необходимо уделить должное внимание охране богатого и разнообразного растительного покрова Горного Дагестана, выполняющего важные защитные и средообразующие функции.

ЛИТЕРАТУРА

Б у ш Н. А. (1905). Ботаническое путешествие по Западному Дагестану. Тр. Петерб. бот. сада, 24, 3. — Б у т а е в Д. (1916). Верхний Гуниб и Гунибская березовая роща. Изв. Кавк. отд. Русск. геогр. общ., 24, 2. — Г а л у ш к о А. И. (1978—1980). Флора Северного Кавказа. Определитель, 1—3. Ростов-на-Дону, Изд. Ростов. унив. — Г р о с с г е й м А. А. (1925). Типы растительности северной части нагорного Дагестана. Тбилиси, Изд. Даг. науч.-иссл. инст. — Г р о с с г е й м А. А. (1936). Анализ флоры Кавказа. Баку, Изд. Азерб. фил. АН СССР. — Г р о с с г е й м А. А. (1948). Растительный покров Кавказа. М., Изд. МОИП. — Е л е н е в с к и й А. Г. (1966). О некоторых замечательных особенностях флоры внутреннего Дагестана. Бюл. МОИП, отд. биол., 71, 5. — К р а с н а я книга. Дикорастущие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране. (1975). Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Л., Наука. — К у з н е ц о в Н. И. (1910). Нагорный Дагестан и значение его в развитии флоры Кавказа. Изв. Русск. геогр. общ., 46, 6—7. — К у з н е ц о в Н. И. (1913). В дебрях Дагестана. Изв. Русск. геогр. общ., 49, 1—3. — Л и п с к и й В. И. (1891). Исследования Северного Кавказа 1889—90 гг. Предварительный отчет. Зап. Кавк. общ. естествоисп., 11, 2. — Л ь в о в П. Л. (1966). О некоторых замечательных фитоценозах Дагестана. Бот. ж., 61, 1. — Л ь в о в П. Л. (1976). Флора Ботлихской аридной котловины. Изв. Сев.-Кавк. науч. центра Высшей школы, естеств. науки, 3. — Л ь в о в П. Л. (1979). К сохранению редких растений и фитоценозов. Природа, 3. — Л ь в о в П. Л. (1980). Леса курортной зоны дагестанского побережья Каспия и их охрана. Изв. Сев.-Кавк. науч. центра Высшей школы, естеств. науки, 2. — М а г о м е д м и р з а е в М. М. (1966). Геоботанический анализ горных лесов Дагестана. Автореф. канд. дис. Махачкала. — Р е з о л ю ц и я VI делегатского съезда Всесоюзного ботанического общества. (1979). Бот. ж., 64, 6. — Р а д д е Г. И. (1901). Основные черты растительного мира на Кавказе. Зап. Кавк. отд. Русск. геогр. общ., 22, 3. — Т а х т а д ж я н А. А. (1976). Ботаника в современном мире. Президентский адрес, зачитанный на открытии конгресса. Бот. ж., 61, 6. — Х а р а д з е А. А. (1962). Некоторые вопросы истории флоры Северного Кавказа. Тез. докл. I конф. по флоре, растит. и ресурсам Северного Кавказа. Нальчик.

Дагестанский государственный университет,
Махачкала.

Получено 10 XI 1980.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 58.08 : 581.524.44

В. И. Данилов

К МЕТОДИКЕ ИЗУЧЕНИЯ АСПЕКТИВНОСТИ ФИТОЦЕНОЗОВ

V. I. DANILOV. A CONTRIBUTION TO THE METHOD OF STUDYING ASPECTIVENESS OF PHYTOCOENOSES

Исследованы методы изучения аспективности фитоценозов, разработанные В. В. Алехиным, Н. С. Камышевым и др. Выявлены принципиальные недостатки определения цветкового покрытия аспектабельных видов аспектометром Алехина и математически рассчитана допустимая погрешность при его использовании. Предложен способ картирования аспектов, применение которого совместно с методом Камышева позволяет более объективно учитывать цветковое покрытие аспектабельных видов в фитоценозах.

Смена аспектов — один из важнейших признаков сезонной динамики фитоценозов степей, лугов, дубрав, травяных сообществ тундр, высокогорий и т. п. В. В. Алехин (1909, 1931) предложил метод последовательного описания сроков наступления и продолжительности красочных фонов степной растительности, а также их изменения во времени. Основные принципы этого метода широко используются при изучении аспективности разных типов растительного покрова.

Шагом к более детальному изучению аспективности фитоценозов стало применение методов, позволяющих определять различия в интенсивности проявления аспектов. Переход к точным методам потребовал введения новых понятий, в частности о ц в е т к о в о м, или к р а с о ч н о м, п о к р ы т и и, под которым понимается суммарная площадь цветков и соцветий в пределах ограниченных участков фитоценозов. Это понятие впервые ввел в фитоценологию Н. С. Камышев (1949). Учет цветкового покрытия обычно проводится для изучения интенсивности цветения аспектабельных и других видов ассоциации. Цветковое покрытие рассчитывается в квадратных сантиметрах или процентах площади, занимаемой цветками и соцветиями, от стандартной площади учета ассоциации или ее отдельной части (зоны).

Однако более углубленные фитоценологические исследования требуют введения и других аналитических параметров при изучении аспективности ассоциаций. В этом отношении уже имеется опыт классификационного подхода таких параметров (Данилов, 1981), когда автор исходит из понимания аспекта как отдельной фазы выражения сезонной динамики физиономичности фитоценоза, проявляющегося в одновременном массовом зацветании некоторых ведущих его компонентов, которое выработалось в длительном историческом процессе взаимного приспособления различных компонентов сообщества друг к другу. Аспекты делятся по окраске (белые, красные, желтые, фиолетовые и др.), по количеству цветковых компонентов (однокрасочные, двукрасочные, многокрасочные), по продолжительности своего проявления (долгосрочные, средние, краткосрочные), по преобладанию цветных компонентов (доминирующие, подчиненные, проявляющиеся нерегулярно).

Для фитоценозов характерна сезонная и погодичная динамика физиономичности, которая проявляется в смене аспектов и интенсивности цветения аспектабельных видов. Критерием оценки интенсивности каждого аспекта должно выступать среднее цветковое покрытие, которое определяется различными методами разной степени точности. Некоторые из них рекомендованы в практику полевых геоботанических исследований (Борисова, 1972).

Наиболее объективные показатели цветкового покрытия аспектабельных видов в пределах учитываемых метровок дает метод Камышева (1949), при котором используется деревянная рамка (1×1 м), разделенная на 100 дм². Рамка накладывается на аспектирующий фон растительности, и в каждом ее квадрате определяется цветковое покрытие аспектирующих видов с помощью особой стеклянной пластинки, поделенной на 100 см². Эта пластинка накладывается сверху последовательно на все квадраты рамки, и в них определяются площади цветков и соцветий. Данные этих измерений суммируются по 100 квадратам, и затем вычисляется в квадратных сантиметрах или процентах среднее цветковое покрытие всей метровки. 4—6-кратная повторность дает возможность, как утверждает автор метода, достичь объективного учета среднего цветкового покрытия аспекта изучаемой ассоциации.

Гораздо менее точные результаты дает метод R. Tüxen (1962), который основан на подсчете количества цветков и соцветий в пределах унифицированных площадок, но его сравнительная часть выражается в приближенных величинах по цифровой шкале от «+» до 5 баллов.

Известен еще и метод Алехина, опубликованный впервые В. М. Покровской (1940). Аспективность фитоценозов этим методом учитывается с помощью особого аспектометра, представляющего собой сеточку-рамку, поделенную на 100 см². Исследователь должен держать ее в полусогнутой руке на расстоянии 2 м от площадки размером 50×100 см с аспектирующим фоном растительности и глазомерно совмещать их границы. При совмещении цветков и соцветий с клетками сеточки-рамки определяется интенсивность аспекта, причем каждая ее клетка, согласно утверждению автора метода, дает при учете 1% красочности. Для изучения каждого аспекта делаются 4 таких измерения, затем высчитывается среднее значение красочности. При применении этого метода возникает принципиальная ошибка, которая следует из априорного утверждения автора, что 1 см² сеточки-рамки при отнесении ее на расстояние 2 м от учетной делянки площадью в 0.5 м² будет отражать на ее поверхности 1% цветкового покрытия аспекта. При сравнении учетных данных одних и тех же участков аспектирующей растительности цветковое покрытие, определенное методом Алехина, всегда почти в 2 раза превышало показания, вычисленные методом Камышева. В точности метода Камышева сомневаться не приходится, поскольку он объективно учитывает до десятых долей процента оптически неизмененную проекционную площадь цветков и соцветий. Относительно метода Алехина этого сказать, к сожалению, нельзя. В самом деле, если бы сеточка-рамка (10×10 см) располагалась в плоскости, параллельной учетной площадке (50×100 см), тогда из-за пропорциональной неравновеликости площадей стало бы невозможным совмещение всех их границ. Однако сеточка-рамка сознательно ставится под определенным углом, при котором становится возможным совмещение верхнего и нижнего ее обрезов с границами площадки (рис. 1, *а*).

Условиями метода определено, что наблюдатель должен находиться от передней границы площадки (Q) на расстоянии 200 см (линия MC). Расстояние от уровня почвы до глаза исследователя (линия MO), совмещающего сеточку-рамку с ближней и дальней границами площадки Q, равнялось в наших измерениях 151 см. Расстояние от нижнего обреза сеточки-рамки до ближней границы площадки равняется при этом 214 см (линия CD), а от верхнего обреза до дальней границы — 303 см (линия AB). Такое расположение сеточки-рамки, очевидно, оптически искажает при учете истинную площадь измеряемой делянки Q. Рассмотрим величины возникающих при этом ошибок. На рис. 1 F_1 — сеточка-рамка, поделенная на 100 площадок в 1 см² каждая, F_2 — проекция площадки Q на плоскость, перпендикулярную лучу зрения наблюдателя, точка O — глаз наблюдателя. Если бы мы методом Алехина производили измерение площадей нескольких равных участков в плоскости F_2, то у них никакой разницы не обнаружилось бы. Однако точки A, N и C площадки Q видны нам под разными углами (α, β и γ). Отсюда проекции равных участков у этих точек на плоскость F_2 будут неодинаковыми, и наоборот. Их искажения можно рассчитать. Выберем на концах и в середине площадки F_2 квадратные участки малой величины по 1 см² каждый и обозначим их dS_1, dS_2, dS_3. Поскольку

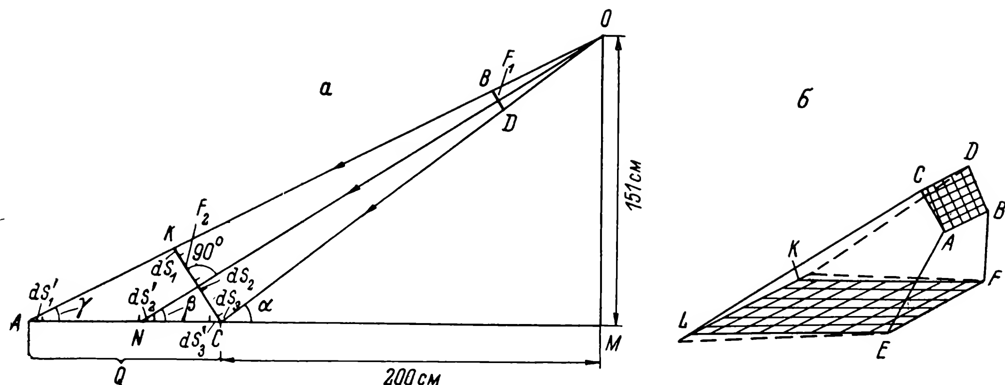


Рис. 1. Соотношение плоскостей учета при измерении цветкового покрытия фитоценозов методом В. В. Алехина.

отклонения углов от концов этих маленьких площадок сравнительно малы, ими для упрощения расчетов можно пренебречь. Рассчитаем теперь величины углов

$$\operatorname{tg}\alpha=\frac{OM}{MC}=\frac{151}{200},$$

$$\operatorname{tg}\beta=\frac{OM}{MN}=\frac{151}{250},$$

$$\operatorname{tg}\gamma=\frac{OM}{MA}=\frac{151}{300},$$

т. е. $\operatorname{tg}\alpha > \operatorname{tg}\beta > \operatorname{tg}\gamma$, следовательно, $\alpha > \beta > \gamma$

$$\alpha=\operatorname{arc\,tg}\frac{151}{200}=37.1°,$$

$$\beta=\operatorname{arc\,tg}\frac{151}{250}=31.1°,$$

$$\gamma=\operatorname{arc\,tg}\frac{151}{300}=26.7°.$$

Рассмотрим угол γ. dS_1^1 — изображение площадки dS_1 на Q; $dS_1^1=dS_1/\sin\gamma$, аналогично $dS_2^1=dS_2/\sin\beta$, $dS_3^1=dS_3/\sin\alpha$; так как $dS_1=dS_2=dS_3=1$ см² и $\alpha>\beta>\gamma$ ($\sin\alpha>\sin\beta>\sin\gamma$), то

$$dS_1^1=\frac{1}{0.449}=2.2,\quad dS_2^1=\frac{1}{0.517}=1.9,\quad dS_3^1=\frac{1}{0.602}=1.7,$$

т. е. $dS_1^1>dS_2^1>dS_3^1$.

Отсюда неточность измерения цветкового покрытия на площадке может быть вычислена по формуле

$$\frac{dS_1^1+dS_2^1+dS_3^1}{3}=\frac{2.2+1.9+1.7}{3}=1.9.$$

Иными словами, учет цветкового покрытия этим методом дает превышение против истинного для рекомендуемых площадок в 1.9 раза. Кстати, оптическое совмещение всех границ сеточки-рамки и учетной площадки, которое должно произойти, если следовать этой методике, практически тоже не удается. Верхняя и нижняя их границы при произвольном изменении угла наклона сеточки-рамки обычно легко совпадают (рис. 1, *б*). Линия AB в этом случае всегда параллельна линии EF, а CD параллельна LK. Однако боковые границы при этом не совмещаются, так как сторона площадки LK, находящаяся от сеточки-рамки почти на целый метр дальше, чем линия EF, оказывается оптически уменьшенной и верхняя граница сеточки-рамки CD проектируется углом

зрения за пределами точек L и K. Отсюда пропорционально не совмещаются и площади сеточки-рамки и делянки $EFLK$. Сеточка-рамка на 6% перекрывает оптически уменьшенную площадь делянки. Следовательно, ориентировка этого метода на пропорциональное совмещение оптически измененных площадей сеточки-рамки и учетной делянки при более детальном рассмотрении также не выдерживает критики. По-видимому, Алехин, измеряя красочность или цветковое покрытие разных аспектов, сознательно сравнивал их показатели с некой условной величиной, априорно принимаемой им за 1%. Сравнение показателей, полученных таким методом (с учетом одинаковых ошибок), может дать приближенную погодичную (разногодичную) тенденцию колебания аспективности, но точных данных цветкового покрытия при этом получить нельзя. Тем более необъективно определение аспектометром Алехина цветкового покрытия, удаленного на еще большие, чем 200 см (произвольные), расстояния от исследователя, что также допускается методикой, поскольку в этих случаях истинные показатели аспективности искажаются еще сильнее.

Таким образом, из всех вышеуказанных наиболее точным является метод Камышева. Однако и его применение наталкивается на ряд сложностей, которые сам автор до конца не объясняет.

Давно замечено, что аспекты степных фитоценозов не на всей стандартной площади (100 м^2) имеют одинаковую интенсивность своего проявления. В отдельных местах аспект будет иметь очень насыщенную густоту цвета, в других — меньшую, в третьих он будет вовсе отсутствовать. Как показывают наши многолетние наблюдения, участки наибольшей насыщенности разных аспектов одной и той же ассоциации редко совпадают между собой. Камышев предлагает проводить учет цветкового покрытия аспекта на 2—3 постоянных 1-метровых площадках, а если на них отсутствуют аспектабельные для данного времени виды, он рекомендует закладывать дополнительные площадки. Таким образом, по Камышеву, полный учет цветкового покрытия аспектабельных видов каждого аспекта можно провести в любых случаях максимально на 4—6-метровых площадках. С нашей точки зрения, при таком подходе нельзя учесть среднее цветковое покрытие ассоциации, так как на 3 фиксированные метровки может случайно и не попасть участок с оптимальным проявлением одного из аспектов ассоциации. Если же фиксированные метровки в таких случаях вовсе не принимать в расчет для определения среднего цветкового покрытия ассоциации, то его усреднение при помощи 2—3 дополнительных площадок в искусственно выбранных местах наибольшей густоты цветочного покрова даст нам не средний, а наибольший показатель интенсивности проявления аспекта. Даже в годы слабого цветения аспектабельных видов в пределах ассоциации всегда можно выбрать 2—3 метровки, где наивысшие показатели цветкового покрытия будут при погодичном сравнении мало чем отличаться друг от друга. Между тем необходимость изучения погодичной динамики аспективности с применением точных и объективных методов отмечается в литературе (Борисова, 1972; Данилов, 1981).

Для такого изучения необходим четкий сравнительный показатель оптимального (лучше среднего для всей учетной площади) цветкового покрытия аспектабельных видов ассоциации за каждый отдельный год. Закладка же по 3 фиксированные метровки в местах оптимального проявления каждого аспекта ассоциации (в Стрелецкой степи Центрально-Черноземного заповедника аспектов, например, 11) приведет к очень большому насыщению стандартной площади (100 м^2) пограничными колышками, что в значительной степени нарушит естественное состояние фитоценоза. Для погодичного сравнения степени проявления отдельных аспектов необходимо применять такую форму выборки площадок учета, которая бы максимально исключала субъективный подход и характеризовала бы цветковое покрытие аспектабельных видов в целом для всей изучаемой площади ассоциации (100 м^2).

В идеале этого можно достичь при учете цветкового покрытия всех 100 метровок этой площадки, однако это трудоемко, поэтому мы избрали другой путь. В момент максимального цветения аспектабельных видов каждого аспекта необходимо на всей площади изучения ассоциации (100 м^2) провести детальное картирование (в масштабе 1 : 100) разных зон проявления аспективности.

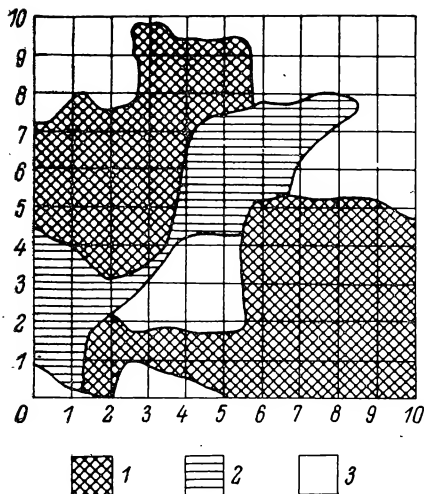


Рис. 2. Карта зон аспективности стандартной площади.

1 — зона первой категории, *2* — второй, *3* — третьей.

На миллиметровую бумагу наносятся зоны аспективности разных категорий (в зависимости от заданной степени точности), например нулевая (нет аспекта), меньшая, средняя и большая. После проведения картирования подсчитываются в квадратных метрах площади разных зон, а в пределах каждой из них на 3 метровых площадках проводится учет цветкового покрытия методом Камышева. Далее рассчитывается среднее цветковое покрытие зоны, а затем в целом и площади в 100 м². Здесь субъективность в учете цветкового покрытия сводится к минимуму.

В качестве примера приведем расчет среднего цветкового покрытия коричневого аспекта от цветения в 1981 г. *Fritillaria ruthenica* Wikstr. в ассоциации Stipa pennata—Festuca valesiaca+разнотравье (Приокско-Террасный заповедник). Картирование зон аспективности выявило (рис. 2) 2 пятна первой категории, одно пятно второй и несколько пятен без цветущих экземпляров *F. ruthenica*. Площадь зоны первой категории равна 45 м², второй — 26, третьей — 29. Среднее цветковое покрытие одной метровой площадки зоны первой категории равнялось 103.5 см², второй — 36.0, третьей — 0. Среднее цветковое покрытие всей площади ассоциации (100 м²) равнялось $103.5\times45+36.0\times26+0\times29=$ $=5593.5$ см². Если перевести эту цифру в проценты цветкового покрытия, то это будет выглядеть так: 100 м², или 1 000 000 см², имеет 100% площади, а 5593.5 см² — x, отсюда $x=559\,350 : 1\,000\,000=0.56\%$ (или около 0.6%).

Подсчет цветкового покрытия коричневого аспекта от *F. ruthenica* в 1976—1981 гг. показал, что наименьший его показатель был в 1977 г. — 0.4% (в 1981 г. — 0.6, в 1978 — 0.7, в 1979 — 0.8, в 1980 — 0.9), наибольший — в 1976 г. — 1.4%. Таким образом, отнесение разных зон проявления аспективности к общей площади выявления ассоциации (100 м²) и расчет по ней среднего цветкового покрытия даст возможность иметь объективный критерий для сравнимой оценки погодичной динамики аспективности.

При подобных изучениях погодичной динамики аспективности степных фитоценозов четко проявилась тенденция стабильности размещения зон интенсивности фонов у ряда видов (*Ficaria stepporum* P. Smirn., *Potentilla arenaria* Borkh., *Myosotis suaveolens* Waldst. et Kit., *Fritillaria ruthenica* и др.). У видов, аспектирующих не каждый год (например, *Stipa pennata* L., *Tulipa biebersteiniana* Schult. et Schult. fil., *Achyrophorus maculatus* (L.) Scop., *Scorzonera purpurea* L., *Veratrum nigrum* L. и др.), соответствие зон не наблюдается. Это же характерно и для некоторых аспектов, образованных однолетниками (*Trifolium arvense* L., *Melampyrum cristatum* L.). Совпадение зон интенсивности аспектов у разных видов в пределах одного или ряда вегетационных сезонов, с нашей точки зрения, говорит об экологической близости аспектирующих растений. Точные методы учета цветкового покрытия аспектабельных видов в фитоценозах необходимо сопровождать подсчетом не только числа их особей в разных возрастных стадиях на фиксированных площадках, но и определением продуктивности цветения растений, т. е. подсчетом числа образующихся цветков на отдельных особях. Это даст дополнительные сведения о том, совпадают ли погодичные максимумы цветкового покрытия с фитоциклическими максимумами (наибольшим количеством генеративных особей). В некоторых случаях такого совпадения может и не быть. Например, в той же ассоциации Stipa pennata—Festuca valesiaca+разнотравье в 1978 г., как и в 1977 г., число цветущих особей рябчика русского на фиксированных площадках было одинаковым, однако

цветковое покрытие их аспектов в 1977 г. было почти в 2 раза выше, чем в 1978 г., что объясняется бо́льшим числом цветков на каждой особи.

Применение этой методики учета цветкового покрытия и корреляция ее данных с метеорологическими факторами сезонов года даст возможность выявить факторы, влияющие на степень проявления разных аспектов; выяснить индивидуальные ритмы цветения, свойственные разным видам растений; определить колебания цветкового покрытия аспектабельных видов.

ЛИТЕРАТУРА

Алехин В. В. (1909). Очерк растительности и ее последовательной смены на участке «Стрелецкая степь» под Курском. Тр. Петерб. общ. естествоисп., 11, 1. — Алехин В. В. (1931). Русские степи и методы исследования их растительного покрова. Бюл. МОИП, отд. биол., 40, 3—4. — Борисова И. В. (1972). Сезонная динамика растительного сообщества. В кн.: Полевая геоботаника, 4. Л., Наука. — Данилов В. И. (1981). Некоторые закономерности ритмики сезонного развития степных фитоценозов. Бюл. МОИП, отд. биол., 86, 2. — Камышев Н. С. (1949). Аспекты Хреновской степи и их происхождение. Тр, Воронеж. унив., 15. — Покровская В. М. (1940). Стрелецкая степь в аспективных картинах. Тр. Центр.-Черноземн. гос. заповед., 1. Курск. — Tüxen R. (1962). Das phänologische Gesellschaftsdiagramm Mitt. Floristisch.-Soziolog. Arbeitsgem., N. F., 9. Stolzenau/Weser.

Приокско-Террасный государственный заповедник,
Серпухов.

Получено 17 VII 1981.

УДК 591.5

В. Б. Голуб

ОПЫТ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ГРАДИЕНТНОГО АНАЛИЗА ПРИ ОБРАБОТКЕ РЕЗУЛЬТАТОВ ЭКОЛОГО-БОТАНИЧЕСКОГО ПРОФИЛИРОВАНИЯ

V. B. GOLUB. AN ATTEMPT OF UTILIZATION OF GRADIENT ANALYSIS IN THE TREATMENT OF THE RESULTS OF ECOLOGO-BOTANICAL PROFILING

Излагаются методика и опыт использования градиентного анализа для изучения связей видов растений дельты р. Волги с высотным положением над меженным уровнем.

В отечественном луговедении со времен А. М. Дмитриева особое место занимает задача выявления связи состава растительных сообществ поймы с высотой над меженью реки. В связи с этим весьма популярно у луговедов деление поймы на уровни: низкий, средний, высокий (Раменский, 1938; Шенников, 1941). Этим же целям служило и экологическое профилирование поймы, при котором профиль с точной привязкой (нивелиром) площадок геоботанических описаний к высоте над меженью прокладывается перпендикулярно речному руслу. В результате полученные данные позволяют анализировать связь растительных сообществ и популяций отдельных видов с высотным положением различных экотопов. Однако такие материалы, собранные с использованием точных инструментальных промеров, затем, как правило, анализируются и обсуждаются на качественном уровне.

Более строгим вариантом оценки зависимости распределения видов и сообществ от высоты над меженью может быть градиентный анализ, хорошо зарекомендовавший себя при определении связей состава растительных сообществ с влиянием таких различных факторов внешней среды, как высота над уровнем моря, географическая широта, засоление, гумусированность и скелетность почв (Миркин, Розенберг, 1978, 1979). Математический аппарат градиентного анализа хорошо разработан, и при использовании ЭВМ обработка данных не занимает много времени.

Исходный материал для исследования был получен в 1979 г. на одном из крупных островов р. Волги, типичном для средней части надводной области дельты. Обширные плоские равнины острова, возвышающиеся над меженью водотоков на 1—2 м, осложнены бэровскими буграми высотой 12 м. Основные массивы острова покрыты лугово-болотной растительностью. Самые пониженные местообитания с незасоленными почвами заняты сообществами, наиболее типичными видами которых являются *Phalaroides arundinacea*,[1] *Stachys palustris*, *Oenanthe aquatica*, *Typha angustifolia*, *Alysma plantago-aquatica*. Более повышенные участки имеют почвы, в различной степени засоленные, для которых характерны *Bolboschoenus maritimus*, *Aeluropus pungens*, *Crypsis schoenoides*. На наиболее засоленных местах растут *C. aculeata*, *Atriplex hastata*, *Salicornia europea*. Повышенные гривы заняты растительными группировками с *Cynodon dactylon*, *Euphorbia palustris*, *Calamagrostis epigeios*. Еще выше по склонам бэровских бугров и их шлейфам распространены сообщества с *Petrosimonia crassifolia*, *Eremopyrum triticeum*, *Atriplex tatarica*, *Descurainia sophia*. Далее на высотах, совершенно не испытывающих влияние половодий, размещаются типичные полупустынные группировки с *Artemisia lercheana*, *Anabasis aphylla*, *Salsola crassa*, *Camphorosma monspeliaca*. Невысокие, но длительные половодья приводят к тому, что водно-болотная растительность сменяется полупустынной на высотном отрезке всего 3 м.

Остров, на котором велись исследования, дренирован многочисленными временными водотоками (ериками) и рыбопропускными каналами. В результате на острове не создаются условия для застоя грунтовых и поверхностных вод. По этой причине величина градиента высоты связана обратной зависимостью со значением градиента увлажненности местообитаний, которая падает с увеличением высоты над меженью. Это резко повышает значимость предлагаемого варианта использования градиентного анализа, так как прямой градиентный анализ по отношению к такому сложному для измерения фактору, как увлажнение, практически неосуществим.

5-километровый профиль, на котором получена выборка, был заложен поперек основных элементов рельефа острова. Регулярно, через каждые 10 м, на нем были размещены площадки размером 2×2 м. Геоботанические описания были произведены в августе — в период проявления наибольшего флористического разнообразия лугов дельты р. Волги. Описания проводились с учетом обилия растений, но при градиентном анализе учитывалось только присутствие вида на площадке. Всего в обработке использовано 496 геоботанических описаний. Высоты, на которых расположены площадки, относительно уровня воды в реке (меженный уровень) были определены с помощью нивелира и привязаны к рейке ближайшего водомерного поста. Последнее позволяло оценить гидрологические условия различных высотных уровней за многолетний период.

Высотный диапазон профиля был ограничен местообитаниями от гигрофитной растительности (0.15 м над меженью) до переходной к типичной полупустынной (2.9 м над меженью) и не включал местообитаний водной растительности и типичной полупустынной.

В процессе градиентного анализа определялись сила влияния фактора высоты, критерий достоверности влияния по Фишеру, средневзвешенное значение фактора, среднеквадратическое отклонение, модальный класс градиента, эмпирический интервал присутствия ($ЭИП_{0.95}$). ЭИП показывает диапазон представленности вида в классах градиента со встречаемостью не менее 5%. Названные показатели были рассчитаны для всех видов, отмеченных на профиле не менее 20 раз. Для нескольких видов различной экологии эти показатели даны в табл. 1. Необходимо отметить, что одновременное приведение значений средневзвешенного и моды необходимо потому, что многие виды попадают на отрезок рассматриваемого градиента лишь частью распределения — нисходящей или восходящей его ветвями. В этом случае значение средневзвешенного оказывается смещенным по отношению к точке экологического оптимума вида. Мода, отражая величину градиента, на котором вид наиболее представлен в выборке,

[1] Названия видов растений приведены по «Флоре европейской части СССР» (т. 1—5, Л., Наука, 1974—1981) с дополнениями по «Флоре средней полосы европейской части СССР» П. Ф. Маевского (Л., Колос, 1964).

ближе к экологическому оптимуму даже при усечении кривых распределения. При полной представленности распределения вида на градиенте мода, как правило, незначительно отличается от среднего.

ТАБЛИЦА 1

Показатели градиентного анализа распределения некоторых видов дельты р. Волга по оси высоты над меженью реки

Вид	η^2	F	$\bar{x}$	$x_м$	σ^2	$ЭИП_{0.95}$	n
Sparganium erectum	0.45	40.2	0.4	0.3	0.02	0.2—0.7	20
Agrostis stolonifera	0.21	12.6	0.5	0.5	0.12	0.2—1.2	56
Eleocharis acicularis	0.13	7.1	0.7	0.8	0.04	0.4—1.2	54
Phalaroides arundinacea	0.39	30.5	0.8	0.5	0.19	0.2—1.7	258
Oenanthe aquatica	0.21	12.7	1.0	0.5	0.42	0.2—2.4	220
Glyceria arundinacea	0.07	3.8	1.0	1.0	0.09	0.4—1.4	72
Rorippa brachycarpa	0.19	11.4	1.1	0.8	0.29	0.4—2.7	212
Atriplex hastata	0.22	13.9	1.3	1.3	0.22	0.4—2.2	213
Bolboschoenus maritimus	0.28	18.8	1.3	1.3	0.31	0.2—2.4	302
Rubia tatarica	0.23	14.8	1.3	1.0	0.17	0.7—2.4	205
Euphorbia borodinii	0.16	9.4	1.3	1.3	0.06	0.9—1.9	76
Elytrigia repens	0.26	16.9	1.8	1.5	0.16	1.2—2.9	80
Aeluropus pungens	0.56	61.8	1.9	1.8	0.13	1.2—2.7	104
Eremopyrum triticeum	0.73	64.0	2.5	2.8	0.01	1.7—2.9	32
Dodartia orientalis	0.21	12.6	2.3	2.8	0.01	1.2—2.9	37
Petrosimonia crassifolia	0.73	129.4	2.6	2.5	0.01	2.2—2.9	20

Примечание. η^2 — сила влияния фактора; F — критерий достоверности влияния по Фишеру; $\bar{x}$ — средневзвешенное значение фактора, м над меженью; $x_м$ — модальное значение фактора, м; σ^2 — среднеквадратическое отклонение, м; $ЭИП_{0.95}$ — эмпирический интервал присутствия вида, м; n — общее число встреч вида на профиле.

В зависимости от высоты над меженью и условий обводнения высотный диапазон профиля был условно разбит на шесть типов местообитаний: менее 0.5 м — гигрофитный, 0.5—0.9 — гигромезофитный, 1.0—1.4 — мезогигрофитный, 1.5—1.9 — мезофитный, 2.0—2.4 — ксеромезофитный, 2.5—2.9 — ксерофитный. По данным водомерного поста за последние 20 лет первый тип местообитания находится под водой более трех месяцев в году, второй затапливается во время половодий на 2—3 мес., третий — ежегодно на 1.5—2 мес., четвертый покрывается водой 5—8 раз в десять лет на срок до одного месяца, пятый — 1—2 раза в десятилетие на 10—20 дней, шестой не затапливается во время половодий, а испытывает лишь почвенную подмочку при высоком уровне воды.

В соответствии с типами местообитаний все виды были классифицированы на группы по отношению к фактору увлажнения. При этом экологическая группа трактовалась как собрание видов с модой в одном классе градиента. Одновременно в зависимости от ширины ЭИП виды были разбиты на 3 группы: стенотопы, мезотопы и эвритопы. Первые имеют $ЭИП_{0.95}$ менее 0.75, вторые — 0.75—1.75, третьи — более 1.75 м (табл. 2). Такое разделение на группы стенотопов, мезотопов и эвритопов приложимо лишь к данной выборке, так как изменение эколого-фитоценотического диапазона выборки несомненно изменит и соотношение эмпирических интервалов встречаемости разных видов. Тем не менее и такое относительное группирование дает представление об экологии и флористическом составе травянистой растительности изучаемого участка дельты р. Волги.

На рисунке приведены кривые изменения встречаемости вдоль градиента для десяти видов. На нем хорошо иллюстрируется идея непрерывности растительного покрова Л. Г. Раменского (1971) и еще раз подтверждается мысль Р. Уиттекера (1980) об универсальности колоколовидной формы кривой представленности популяции видов в зависимости от выраженности факторов внешней среды.

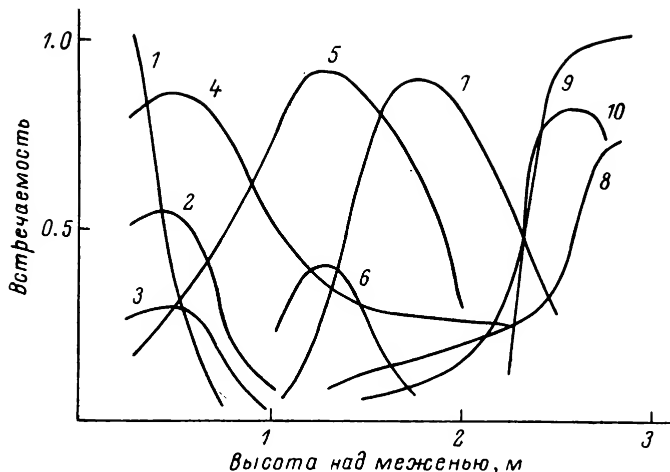
Выполненное исследование должно рассматриваться как еще один из возможных вариантов градиентного анализа, который по праву является самым

ТАБЛИЦА 2

Экологическая классификация видов, проведенная по результатам градиентного анализа

Группа по широте экологической амплитуды	Экологическая группа					
	гигрофиты	гигромезофиты	мезогигрофиты	мезофиты	ксеромезофиты	ксерофиты
Стенотопы	*Sparganim erectum*	*Achillea septentrionalis, Butomus umbellatus, Carex acuta, Eleocharis acicularis, Inula britannica, Lythrum salicaria, Mentha arvensis, Polygonum hydropiper, P. minus*	*Salicornia europea*	—	—	*Petrosimonia crassifolia*
Мезотопы	*Agrostis stolonifera, Alisma plantago-aquatica*	*Gratiola officinalis, Lysimachia vulgaris, Phalaroides arundinacea, Phragmites australis, Polygonum amphibia*	*Crypsis aculeata, Eleocharis palustris, Euphorbia borodinii, Glyceria arundinacea, Lythrum virgatum, Potentilla reptans, Thalictrum flavum *, Tournefortia sibirica*	*Aeluropus pungens, Glycyrrhiza glabra, Lepidium latifolium, Plantago major *, Polygonum pulchellum*	*Atriplex tatarica, Cynodon dactylon, Euphorbia chamaesyce, Juncus gerardii*	*Dodartia orientalis, Eremopyrum triticeum*
Эвритопы	*Rorippa amphibia, Stachys palustris*	*Alisma gramineum, Bidens tripartita, Chenopodium polyspermum, Cirsium arvense, Echinochloa crus-galli, Oenanthe aquatica, Rumex stenophyllus, Rorippa brachycarpa*	*Althaea officinalis, Atriplex hastata, Bolboschoenus maritimus, Crypsis schoenoides, Hierochloë odorata, Rubia tatarica, Sonchus arvensis*	*Elytrigia repens*	*Atriplex litoralis, Chenopodium rubrum, Solanum nigrum, Suaeda confusa, Xanthium strumarium*	

Примечание. Звездочкой отмечены виды, имеющие недостоверное значение силы влияния фактора высоты над меженью.



Кривые распределения видов по градиенту высоты над меженью.

1 — Sparganium erectum, 2 — Agrostis stolonifera, 3 — Eleocharis acicularis, 4 — Oenanthe aquatica, 5 — Bolboschoenus maritimus, 6 — Euphorbia borodinii, 7 — Aeluropus pungens, 8 — Dodartia orientalis, 9 — Eremopyrum triticeum, 10 — Petrosimonia crassifolia.

лучшим из числа известных методов ординации. Кроме того, проведенный градиентный анализ дает наглядное представление о высоком, в понимании Уиттекера, бета-разнообразии растительности в дельте р. Волги, где в интервале высот около 3 м происходит смена нескольких экологических групп растений.

ЛИТЕРАТУРА

Маевский П. Ф. (1964). Флора средней полосы европейской части СССР. Л., Колос. — Миркин Б. М., Розенберг Г. С. (1978). Фитоценология. Принципы и методы. М., Наука. — Миркин Б. М., Розенберг Г. С. (1979). Количественные методы классификации, ординации и геоботанической индикации. В кн.: Итоги науки и техники. Ботаника, 3. М., ВИНИТИ. — Раменский Л. Г. (1938). Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М., Сельхозгиз. — Раменский Л. Г. (1971). Основные закономерности растительного покрова и их изучение. В кн.: Избранные работы. Л., Наука. — Шенников А. П. (1941). Луговедение. Л., Изд. ЛГУ. — Уиттекер Р. (1980). Сообщества и экосистемы. М., Прогресс. — Флора европейской части СССР, 1—5. (1974—1981). Л., Наука.

Астраханский государственный педагогический институт им. С. М. Кирова.

Получено 26 X 1981.

УДК 58.08 : 581.84 : 581.47

Г. С. Ландсберг

МЕТОДИКА ИЗГОТОВЛЕНИЯ ПРЕПАРАТОВ-ШЛИФОВ ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ СТРОЕНИЯ ПЛОДОВ

H. S. LANDSBERG. A METHOD OF PREPARING MOUNTS-SECTIONS FOR STUDYING FRUIT STRUCTURE

С целью получения препаратов, представляющих собой разрез цельного плода и отображающих сечение тканей перикарпа и семени, плоды пальм после их гистологической проводки в парафин шлифовали. Изготовленные шлифы являются вполне пригодным материалом для морфолого-анатомического сравнительного исследования строения плодов.

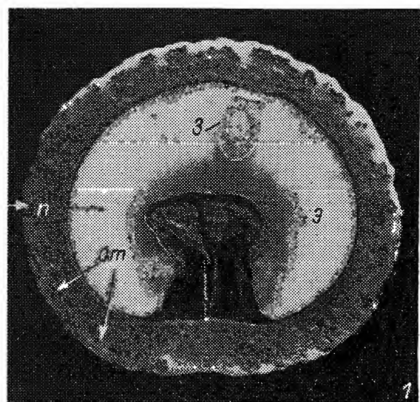
Изготовление срезов для исследования анатомии и генезиса органов растений часто сопряжено с серьезными методическими трудностями. В особенности это касается объектов, образуемых структурами, значительно различаю-

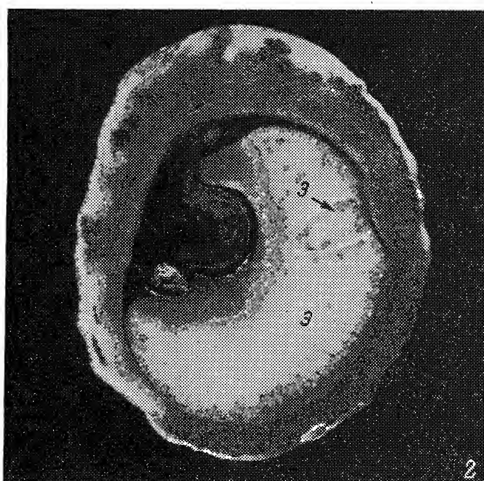
щимися по плотности. Такими объектами, в частности, являются многие плоды, которые содержат отдельные зоны или слои, состоящие из нескольких рядов одревесневших или каменистых клеток. Нам пришлось столкнуться с подобными трудностями, изучая сравнительную анатомию плодов пальм. Перикарп большинства пальм включает как тонкостенные слои, так и слои одревесневших или каменистых клеток, а основной тканью семени является так называемый роговой эндосперм. В процессе анатомического исследования плодов желательно получение продольных и поперечных срезов через весь плод. Такие препараты позволяют определить последовательность расположения тканей в органе, служат хорошим материалом для сравнительно-морфологического анализа, помогают установить генезис тех или иных тканей. Фотографии с таких препаратов представляют большую иллюстративную ценность. Если подобные иллюстрации дополнить микрофотографиями, отображающими строение последовательно расположенных тканей при большом увеличении микроскопа, то анатомическая характеристика исследуемого органа, находящегося на определенном этапе развития, окажется исчерпывающей.

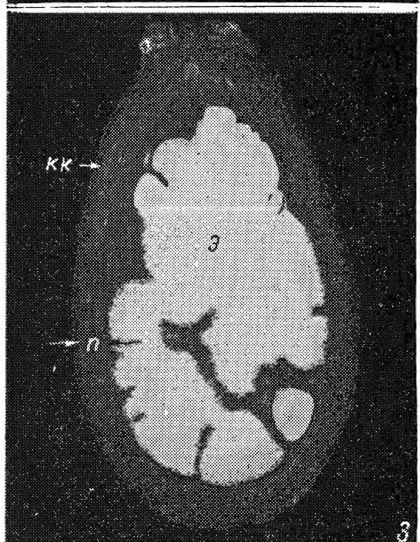
Однако получение тотальных препаратов органов с разнокачественной структурой обычными гистологическими методами невозможно. Неодинаковое проникновение органических растворителей, несущих те или иные наполнители (парафин, целлоидин и др.), при гистологических проводках через ткани различной плотности приводит к неравномерной их пропитке. Вследствие этого плохо пропитанные, жесткие, плотные и хрупкие ткани выкрашиваются под ножом микротома, разрушая целостность препарата. В связи с этим при изготовлении препаратов мы отказались от резки на микротоме, а попытались использовать методику, широко применяемую в палеоботанике, шлифуя материал, заключенный в парафин. При шлифовке неравномерность пропитки парафином разнокачественных тканей менее влияет на сохранение целостности объекта.

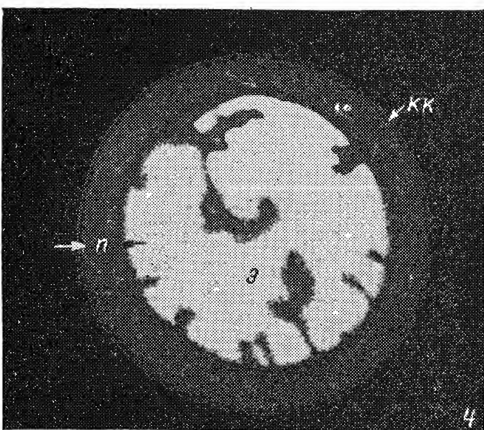
Плоды нескольких видов пальм, предварительно фиксированные в смеси формалина, уксусной кислоты и спирта, заливали в парафин по обычным гистологическим методикам. Объекты вынимали из расплавленного парафина и, охладив, шлифовали. Следует заметить, что желательно фиксировать не вполне зрелые плоды, а у крупных плодов перед фиксацией срезать часть плода в плоскости, параллельно которой мы хотим получит шлиф. Обработку производили с помощью обычных слесарных напильников с различной калибровкой. Напильниками плод стачивали до тех пор, пока выявится интересующая исследователя плоскость. Для дальнейшей шлифовки использовали влагостойкую наждачную бумагу № 0. После непродолжительной полировки мягкой замшей препарат готов. Его можно анализировать под микроскопом и фотографировать с небольшим увеличением. Возможности увеличения при фотографировании определяются в каждом конкретном случае. В наших условиях фотографирование осуществлялось прибором для макро- и микросъемки ФМН-2 в отраженном свете. Освещение, направленное под небольшим острым углом к плоскости шлифа, позволило снизить отрицательное влияние кристаллов парафина на полученные изображения. Все же полностью избавиться от этого влияния не удается, если не использовать другой наполнитель вместо парафина. Им может быть эпоксидная смола. Мы провели соответствующий эксперимент. Плоды после обычной фиксации проводили через этанол возрастающей концентрации и затем через хлороформ. Последний замещали эпоксидной смолой ЭД-6 с отвердителем полиэтиленполиамином в пропорции 10 : 1. При заливке эта смесь растворялась в хлороформе. Залитые таким составом плоды по мере испарения хлороформа отвердевали, но, к сожалению, только с поверхности, что не позволило получить удовлетворительных шлифов. В дальнейшем необходимо найти способ, обеспечивающий активное и достаточно полное испарение хлороформа.

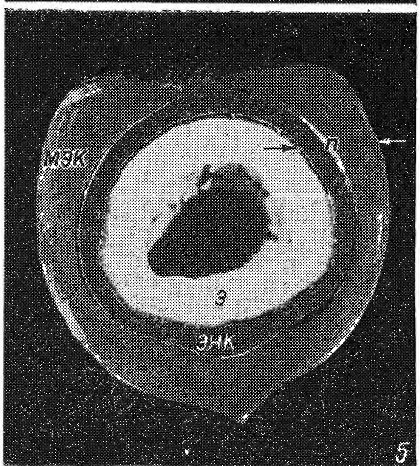
На рисунке представлены фотографии парафиновых шлифов плодов четырех видов пальм. На макрофотографиях четко выявляются различия в общем плане строения плодов. На поперечном и продольном шлифах плодов *Erithea edulis* достаточно хорошо различаются слои перикарпа, заметны тяжи склеренхимы в экзо- и мезокарпе, просматриваются макроструктура эндосперма и

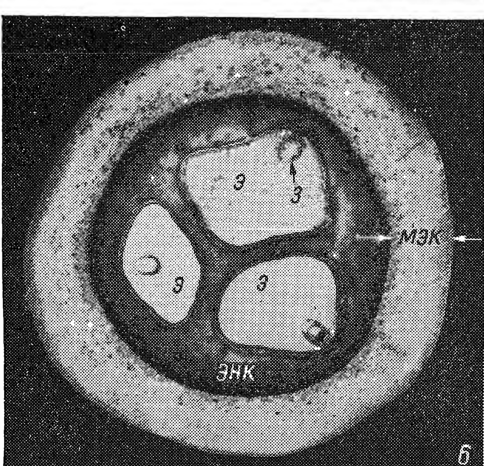












Шлифы плодов представителей сем. *Arecaceae*.

1, 2 — *Erithea edulis*, поперечный и продольный шлифы, ×3.75—4.5; *3, 4* — *Chamaerops humilis*, продольный и поперечный шлифы, ×6—7.5; *5* — *Jubea chilensis*, продольный шлиф, ×1.86; *6* — *Butia capitata*, поперечный шлиф, ×3. *п* — перикарп, *мэк* — мезо- и экзокарп, *энк* — эндокарп, *з* — зародыш, *э* — эндосперм, *кк* — слой каменистых клеток, *ст* — склеренхимные тяжи.

расположение в нем зародыша (см. рисунок, *1*, *2*). На продольном и поперечном шлифах плодов *Chamaerops humilis* под эпидермой заметен слой каменистых клеток (темная полоса), можно различить слоистость перикарпа и руминацию эндосперма (*3*, *4*). На продольном шлифе зрелого плода *Jubea chilensis* обнаруживается слоистость экзо- и мезокарпа, хорошо виден эндокарп и эндосперм (*5*). На поперечном шлифе зрелого плода *Butia capitata* хорошо просматривается структура перикарпа, темными точками выделяются тяжи склеренхимы, видны семена с различимой семенной кожурой и зародышами (*6*). Изучая шлифы под микроскопом, можно получить обширную информацию о микроструктуре элементов перикарпа и семени. Данные по морфологии и анатомии пальм крайне фрагментарны, поэтому сведения, полученные с помощью описанной методики, могут быть весьма полезны как для классификации плодов, так и для систематики.

В заключение благодарю О. К. Никифорова за помощь при фотографировании препаратов.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 12 XI 1981.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 005 : 582.5/.9

A. Cronquist. An integrated system of classification of flowering plants. — N. Y.: Columbia University Press, 1981. XVIII, 1262 p. (**А. Кронквист. Интегрированная система классификации цветковых растений.** 1981)

L. I. MALYSHEV. (*A REVIEW*)

Под необычным для систематики растений обозначением «интегрированная система» подразумевается объединение практической (рабочей) классификации с теоретическими предпосылками на основе сбора и критического обобщения большого количества новейших фактических данных для построения всеобъемлющей системы, с которой достаточно хорошо согласовывались бы многие бывшие ранее противоречивыми представления. Автор книги Артур Кронквист (Нью-Йоркский ботанический сад) с успехом интегрировал всю доступную ему информацию в общую классификационную систему.

В книге содержатся описания отдела магнолиофитов, или покрытосемянных растений, и образующих его классов (магнолиопсида, или двудольные, и лилиопсида, или однодольные), подклассов, порядков и семейств. Эти описания иллюстрированы более чем 200 таблицами с черно-белыми графическими изображениями растений, их отдельных органов и частей.

В понимании эволюции цветковых растений Кронквист следует классическим философским традициям, основанным на признании стробилярной теории. Его классификационная система, как и в трудах предшественников и современников, строится преимущественно на морфологических признаках, но принят также во внимание весь арсенал новых, не традиционных для систематики растений данных: по кариологии (число хромосом), по микроморфологии (эмбриология, структура пыльцы, анатомия древесины, структура пластид в ситовидных трубках и пр.), по фитохимии (разнообразие вторичных метаболитов, серология, запасные вещества, способы фотосинтеза и пр.), по инвазиям паразитических грибов и насекомых. Наряду с этим большое внимание уделено ископаемым остаткам растений, которые в ряде случаев представляют собой важные для систематики путеводные вехи.

Воззрение Кронквиста на эволюцию покрытосемянных растений детально изложено в его более ранней книге (Cronquist, 1968). В настоящее время Кронквист в основном придерживается своих прежних взглядов. Некоторые вопросы он уточнил на основе новых фактических данных, но это существенно не меняет его прежних воззрений. Так, в настоящее время при построении системы классификации он исходит из следующего: наиболее ранние покрытосемянные были кустарниками, а не деревьями, прилистники возникли среди примитивных покрытосемянных из края листовых черешков; тип устьиц, когда имеются околоустьичные клетки, видимо, нужно считать примитивным для покрытосемянных; перигиния эволюционно могла возникнуть как из цветоложа в качестве его протуберанца, так и адвентивно.

По мере возможности Кронквист стремился избегать дробления семейств на несколько мелких самостоятельных (или сателитных) семейств. Но в ряде случаев, когда фактические данные говорят об отсутствии близкого родства, он все же признал целесообразным выделение семейств, даже несмотря на малочисленность образующих их родов и видов.

Расположенный в систематическом порядке перечень всех классов, подклассов, порядков и семейств приведен во «Введении» книги (с. XIII—XVIII).

Судя по этому конспекту, система Кронквиста включает 2 класса, 11 подклассов, 83 порядка и 384 семейства покрытосемянных растений. Эта система близка к предложенной А. Л. Тахтаджяном (1966; Takhtajan, 1980, и др.). Как отмечает Кронквист (с. X), сходство данных систем отражает общность научных взглядов и интересов этих исследователей, чему способствовали научные контакты между ними. В отличие от Тахтаджяна Кронквист понимает объем некоторых порядков и семейств более широко, придает меньшее значение серологическим признакам и большее — некоторым фитохимическим характеристикам и морфологическим приспособительным признакам.

Для построения системы классификации автор использовал литературные данные по систематике растений, гербарные коллекции и фонды живых растений Нью-Йоркского ботанического сада. К характеристике каждого из таксонов от ранга семейства и выше приложен список основной литературы. Судя по этим библиографическим спискам, Кронквист учел ряд публикаций советских исследователей. Это обстоятельство повысило информативность и ценность книги. За содействие в работе Кронквист выразил признательность ряду ботаников мира, из советских: А. Л. Тахтаджяну, М. А. Барановой и др.

Весьма примечательной особенностью предложенной автором системы классификации, которая отличает ее от всех других систем, является наличие в ней так называемых синоптических расположений, т. е. ключей для определения, составленных на основе противопоставления признаков подклассов в пределах конкретных классов, порядков — в пределах подклассов и семейств — в пределах порядков. В связи с этим Кронквист указывает во «Введении» к книге, что последовательное стремление разработать синоптические расположения глубоко влияло на ход его мышления. Всеобъемлющий параллелизм в эволюции семейств и таксономических групп более высокого ранга делал тщетными попытки составить естественные ключи для определения без разработки синоптического расположения. Только в двух случаях — для подклассов *Dilleniidae* и *Rosidae* — не удалось сконструировать синоптические расположения. Зато в дополнение к общей характеристике некоторых семейств (*Rosaceae*, *Orchidaceae* и др.) составлены ключи для определения образующих их подсемейств.

При латинских наименованиях каждого из таксонов указан его автор и год обнародования, при неприоритетных названиях дана отметка — «сохраняемое название» (nomen conservandum). При этом автор книги следует Международному кодексу ботанической номенклатуры. Для установленного Тахтаджяном (1966) порядка *Trochodendrales* с оригинальным описанием только на русском языке Кронквист дополнительно дал латинский диагноз и формально указал типовое семейство вместе с библиографической ссылкой. Установленное ранее название порядка (Hu, 1950) признано недействительным (nomen nudum). В конце книги дан указатель таксонов.

Монография в целом заслуживает высокой оценки. Она имеет основополагающее значение для систематики растений. Считаю, что она будет настольной книгой по крайней мере в ближайшие десятилетия для исследователей, связанных в своей научной работе с фундаментальными вопросами классификации растений.

ЛИТЕРАТУРА

Тахтаджян А. Л. (1966). Система и филогения цветковых растений. М.; Л., Наука. — Cronquist A. (1968). The evolution and classification of flowering plants. Boston, 10. — Hu H. (1950). A polyphyletic system of classification of angiosperms. Sci. Rec. (Peking), 3. — Takhtajan A. (1980). Outline of the classification of flowering plants (*Magnoliophyta*). Bot. Rev., 46, 2.

Л. И. Малышев.

Центральный сибирский
ботанический сад СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 19 I 1982.

УДК 019.941 : 002.01 : 582.594.2

F. Procházka. Naše Orchideje. — Pardubice. 1980, 296 s. (Ф. Прохазка. Наши орхидеи, 1980)

S. M. STOJKO, L. A. TASIENKIEVICH. (A REVIEW)

Сем. орхидных *Orchidaceae* — одно из наиболее многочисленных среди цветковых растений, насчитывающее в 800 родах около 30 тыс. видов (Тахтаджян, 1966).[1] Центр географического распространения *Orchidaceae* — тропические леса Америки и Азии, где сосредоточено более 70% всех его представителей.

За исключением Антарктиды, орхидные представлены во всех флористических областях, в горах поднимаясь до 3300 м над ур. м. (*Masdevalia coccinea* — в Колумбии и *Pleione pogonioides* — в Тибете). Среди европейских высокогорных орхидей можно назвать *Chamorchis alpina* и виды рода *Nigritella*. Некоторые орхидные в своем распространении заходят за полярный круг (*Goodyera repens*, *Epipactis atrorubens*, *Leucorchis albida*).

В Чехословакии это семейство представлено 25 родами, включающими 50 видов, что составляет 1.5% флоры республики. Ф. Прохазка, длительное время изучающий орхидные ЧССР и сопредельных стран, опубликовал содержательную монографию. Рецензируемая работа состоит из краткого предисловия, введения, общей части (16 разделов) и систематической части (3 раздела), обширного библиографического списка, насчитывающего 677 наименований, среди которых есть и ряд советских публикаций.

В общей части (140 с.) рассмотрены вопросы морфологии и тератологии, микоризы и микотрофии орхидных, их онтогенез. Должное внимание уделено вопросам экологии цветения, эмбриологии, диссеминации, гибридизации и фенологии. Детально рассмотрены экология орхидных, методы выращивания, изменчивость, микроэволюция, номенклатура, таксономия, филогенез и фитогеография. Богатый фактический материал позволил автору осветить также ряд практических вопросов, касающихся физиологии прорастания и культивирования орхидных из семян и вегетативным способом.

Особо важным с природоохранной точки зрения является раздел «Антропогенно вызванные изменения в распространении наших орхидей», посвященный характеристике изменений в распространении орхидных на территории ЧССР, вызванных антропогенным фактором, мерам по их охране и предотвращению угрозы исчезновения.

Остановимся на наиболее важных моментах и выводах работы.

В разделе «Морфология и тератология» Прохазка излагает не только морфологическую характеристику вегетативных и генеративных органов орхидных, но и останавливается на монстрозных формах в связи с тем, что представители семейства имеют значительную склонность к образованию уродливых отклонений. Автор использовал данные G. Keller и R. Soó (1930—1940) и богатый материал E. Peitz (1967). Ценным является распределение орхидных по частоте встречаемости у них уродливых форм (метамерия, метаморфоз частей цветка, махровость, клейстогамия и др.).

В разделе «Микориза и микотрофия» использованы преимущественно литературные данные; сделан вывод о микоризных связях между такими лесными видами, как *Goodyera repens* и елью, *Limodorum abortivum* и сосной (подобная взаимосвязь наблюдалась и нами в буковом поясе Угольского массива Карпатского заповедника между *Epipogium aphyllum* и реликтовыми популяциями ели). Этот вывод очень важен не только для выяснения биологии орхидных, но и для их сопряженной охраны с микотрофными консортантами.

В разделе «Экология цветения, эмбриология, диссеминация» раскрыты связи между представителями орхидных, с одной стороны, и насекомыми, колибри и прочими опылителями — с другой. Интересно, что, кроме полового размножения, у ряда представителей орхидных ЧССР был выявлен апомиксис. Вы-

[1] Список литературы приведен в рецензируемой работе.

воды автора по экологии цветения орхидных имеют значение для практической их охраны, особенно узкоспециализированных видов.

Как филогенетически молодая группа орхидные находятся в полном развитии и поэтому часто образуют не только межвидовые, но и межродовые гибриды. В пределах семейства установлено наличие внутривидовых, межвидовых и межродовых гибридов. Автор излагает оригинальную схему скрещивания орхидных флоры ЧССР в пределах подтриб *Orchidinae* и *Gymnadeniinae* (раздел «Гибридизация»).

В разделе «Фенология» приводится описание фенологических циклов незеленых микотрофных, зеленых корневищных, клубневых с зимующими клубнями и корневищно-клубневых видов. Для наиболее распространенных представителей семейства — *Ophrys insectifera*, *Orchis militaris*, *Liparis loeselii*, *Spiranthes spiralis*, *Cypripedium calceolus* — приведены схемы годичных феноциклов.

Одной из задач европейской орхидеологии является изучение экологических факторов, обеспечивающих произрастание орхидных в определенных условиях, так как в отличие от других систематических групп здесь речь идет об экологии специфического сожительства высших растений и. грибов. Установлено (раздел «Экология»), что большинство орхидных в ЧССР является мезотрофами. К эвтрофам относятся *Dactylorhiza majalis*, *Listera ovata*, *Epipactis helleborine*. M. Succow (1970) причисляет к ним также и *Dactylorhiza incarnata*.

За исключением *Orchis laxiflora*, орхидные ЧССР избегают засоленных почв. Преобладающее их число отдает преимущество почвам с меньшим содержанием N и P, но зато тяготеет к почвам, богатым Ca, K, Mg (*Orchis pallens*, *O. purpurea*, *Neottia nidus-avis*, *Cypripedium calceolus* и др.).

По отношению к кислотности почв некоторые виды — *Orchis mascula*, *Platanthera bifolia*, *Dactylorhiza majalis* — индифферентны (pH 5.2—8.9). Автор приводит также списки облигатных и факультативных ацидофилов (pH 4—2.7) и алкалофилов (pH 6—9.5).

Требование к свету у орхидных разнообразно. Среди них во флоре ЧССР преобладают гелиофильные виды: *Ophrys sphegodes*, *Orchis morio*, *O. tridentata* и др., к сциофилам относятся типичные представители облигатных микотрофов: *Neottia nidus-avis*, *Epipogium aphyllum*, *Corallorhiza trifida* и др.

К термофильным видам причисляются прежде всего таксоны средиземноморского генезиса — *Himantoglossum hircinum*, *Ophrys sphegodes*, *Anacamptis pyramidalis* и др., к психрофитам отнесены горные виды и реликты холодных климатических периодов — *Traunsteinera globosa*, *Coeloglossum viride*, *Leucorchis albida*.

Орхидеи ЧССР — поликарпики, преимущественно геофиты, только *Goodyera repens* является гемикриптофитом. Промежуточное положение между этими биоморфами занимают *Liparis loeselii*, *Hammarbya paludosa*, *Spiranthes spiralis*.

Ценотические связи орхидных сложные и мало изучены. Растительные сообщества, в которых встречаются конкретные виды орхидных, принадлежат к различным синтаксономическим единицам, поэтому очень ценным является список приуроченности орхидных к различным синтаксонам (классы, порядки и тому подобные единицы системы Браун-Бланке).

Интересными в теоретическом аспекте являются разделы «Изменчивость, микроэволюция, номенклатура» и «Таксономия и филогения».

Во флоре Европы лишь как исключение присутствуют орхидные с малой изменчивостью (*Cypripedium calceolus*, *Goodyera repens*, *Corallorhiza trifida*). Иная картина наблюдается у представителей родов, имеющих в Европе первичные (*Ophrys*, *Himantoglossum*) или вторичные (*Orchis*) центры развития. У них проявляется морфологическая, физиологическая, биологическая вариабельность, которая была предметом исследования многих ботаников. Рассматриваются основные микроэволюционные процессы: генетическая изменчивость в популяциях, интрогрессивная гибридизация, аутогамия, мутации.

На основании новейших филогенетических систем (Тахтаджян, 1973; Dannert, 1973) приводится схема развития порядка *Orchidales*. Автор придерживается мнения, что предполагаемым пратипом орхидных является сем. *Apostasiaceae*. Порядок *Orchidales* возник в азиатских тропиках (возможно, в Малайзии), где

до сих пор имеются примитивные представители порядка и родственных семейств (Garay, 1960). Многочисленные вторичные центры развития (Южная и Центральная Америка, Восточный Китай, Средиземноморье), расположенные в основном в субтропических и тропических областях, свидетельствуют о том, что пратипы орхидных возникли в субтропиках и тропиках.

В разделе «Фитогеография» чехословацкие представители *Orchidaceae* отнесены к 11 географическим элементам (по: Meusel et al., 1965). На территории ЧССР наиболее древними являются элементы арктоальпийской флоры, например *Leucorchis albida*, распространившиеся здесь уже в плейстоцене. Более молодые в центральноевропейской флоре — это «средиземноморцы», которые мигрировали сюда иллирийским и ронско-рейнским путями.

Практическим вопросам посвящены разделы «Физиология прорастания и культивирование из семян», «Вегетативное размножение», «Выращивание цветущих растений», «Угрожаемое состояние и охрана», касающиеся выращивания орхидей, антропогенных влияний на изменения в их распространении, а также охраны редких видов.

Автор выделил четыре экологические группы орхидных (горные виды, лесные сциофильные виды, гелиофильные виды более низких вертикальных поясов и гелиофилы — растения средневлажных и сухих местообитаний), по-разному реагирующие на антропогенное воздействие. Изложены причины исчезновения орхидных, особо чувствительных к антропогенному влиянию, в странах Центральной Европы. В ЧССР исчезли *Orchis coriophora*, *Gymnadenia odoratissima*, *Dactylorhiza russowii*, *Himantoglossum hircinum*, а ряд видов находится под угрозой исчезновения. Рассматриваются прямые и косвенные причины исчезновения орхидных, составлен список охраняемых в ЧССР родов и видов. В конце раздела «Угрожаемое состояние и охрана» помещена таблица, в которой для шести категорий видов, находящихся под угрозой, указано число местообитаний (a — виды под угрозой исчезновения — 7; b — виды, находящиеся в сильной опасности, — 13; c — в опасности — 8; d — в меньшей опасности — 9; e — вне опасности — 11; f — исчезнувшие или неизвестные — 3).

В систематической части (100 с.) приводятся ключ для определения и конспект представителей семейства. Описание вида включает такие характеристики: наименование, синонимика, этимология названия, изданные эксикаты, диагноз, фенология цветения, хромосомные числа, изменчивость, хорология, экология. В особом разделе «Гибриды» приводятся описания и ключ для определения гибридов.

В качестве критических замечаний следует отметить недостаточность иллюстративного материала. Автор мало цитирует советских авторов, в работах которых он нашел бы богатый материал по орхидеям сопредельных с ЧССР территорий. Этим объясняется, очевидно, и несоответствие количественной оценки сем. *Orchidaceae* в монографии с данными советских авторов, в частности А. Л. Тахтаджяна (1966): Прохазка приводит для *Orchidaceae* 600 родов и 20 тыс. видов.

Хотя работа посвящена орхидным ЧССР, в ней обобщена богатая орхидеологическая литература, начиная от *P. Matthioli* (1591), и приведены результаты исследований многочисленных авторов в широком ботанико-географическом плане, поэтому она представляет интерес и для советских ботаников, особенно изучающих сем. *Orchidaceae*.

Прохазка выполнил свою работу в Краевом музее Восточной Чехии в Пардубицах, что свидетельствует о высоком научном уровне исследований, проводимых в региональных музеях Чехословакии.

С. М. Стойко, Л. А. Тасенкевич.

Львовское отделение
Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР.

Получено 1 X 1981.

ХРОНИКА

УДК 002.704.31 : 502.753 (47+57)

ЗОНАЛЬНОЕ СОВЕЩАНИЕ «ВЫЯВЛЕНИЕ, УЧЕТ И ОРГАНИЗАЦИЯ ОХРАНЫ ПАМЯТНИКОВ ПРИРОДЫ СИБИРИ»
(Красноярск, 12—16 X 1981)

A. A. YATSENKO-KHMELEVSKY. A ZONAL CONFERENCE «DISCOVERY, REGISTRATION AND ORGANIZATION OF PROTECTION OF NATURAL MEMORIALS OF SIBERIA» (KRASNOJARSK, OCTOBER 12—16, 1981)

Всероссийское ордена Трудового Красного Знамени общество охраны природы (ВООП) провело совещание, посвященное очень актуальному для Сибири вопросу охраны памятников природы. Совещание привлекло большую аудиторию, были представители как Центрального совета ВООП, так и 51 его региональных советов, а также научных, проектных, производственных и общественных организаций Сибири. Заслушано 29 докладов и выступлений и принято решение, в котором констатируется, что в районах Сибири выявление и охрана памятников природы ведутся недостаточно активно по сравнению с тем, что делается в этом отношении в европейской части Федерации. Разработаны конкретные рекомендации по усилению этой работы и оживлению деятельности региональных советов ВООП.

Совещание несомненно сыграет свою роль в активизации работы по выявлению памятников природы в Сибири.

А. А. Яценко-Хмелевский.

Лесотехническая академия им. С. М. Кирова, Ленинград.

Получено 6 V 1982.

УДК 002.704.31 : 58.006

ТЕМАТИЧЕСКОЕ СОВЕЩАНИЕ «ИССЛЕДОВАНИЕ ЕСТЕСТВЕННЫХ ПРИРОДНЫХ ПРОЦЕССОВ В РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВАХ ЗАПОВЕДНИКОВ»
(Тебердинский государственный заповедник, 13—15 X 1981)

A. T. NAUMENKO, YU. D. NUKHIMOVSKAYA. A CONFERENCE «AN INVESTIGATION OF NATURAL PROCESSES IN PLANT COMMUNITIES OF THE RESERVES» (TEBERDA STATE RESERVE, OCTOBER 13—15, 1981)

В работе совещания приняли участие около 40 ботаников: представители 24 заповедников и Центральной научно-исследовательской лаборатории (ЦНИЛ) охотничьего хозяйства и заповедников Главохоты РСФСР и Академии наук СССР. Заслушано и обсуждено 22 доклада и 12 сообщений. В обсуждении приняли участие 12 человек.

В докладах и сообщениях были освещены основные направления ботанических исследований, выполненных заповедниками в X пятилетке, намечены перспективы по совершенствованию изучения фитоценозов. Тематика совещания была посвящена следующим вопросам.

Инвентаризация флоры и растительности, геоботаническое картографирование (7 докладов и 7 сообщений).

Из 26 заповедников Главохоты РСФСР 12 имеют опубликованные списки сосудистых растений; в Алтайском, Жигулевском, Киваче и Тебердинском заповедниках завершена ревизия флоры; в Малой Сосьве, Висимском, Кандалакшском, Кроноцком, Северо-Осетинском и Саяно-Шушенском продолжается инвентаризация флоры. Инвентаризационные ра-

боты позволили выявить новые для науки виды, зарегистрировать виды, не отмеченные ранее в соответствующих регионах. Медленно осуществляется инвентаризация мохообразных и низших растений, лишь в некоторых заповедниках составлены предварительные списки этих растений.

Примером флорогенетического и экобиоморфного анализов флоры заповедника был доклад **Ф. М. Воробьевой** (Тебердинский заповедник), в котором показан процесс мезофитизации флоры Тебердинской долины. **З. Х. Аблаева** (Лапландский заповедник) сообщила об увеличении числа заносных видов за последние 40 лет с 12 до 18%, объясняя это антропогенным воздействием в годы временного закрытия (ликвидации) заповедника.

О выявлении редких и исчезающих видов флоры, картировании их местообитаний сообщил **В. В. Федотов** (Печоро-Илычский заповедник). В докладе **А. Т. Науменко** (Кроноцкий заповедник) был представлен опыт организации комплексных стационарных исследований в эталонных биогеоценозах — в роще пихты камчатской, в изолированном массиве лиственничной тайги на восточном побережье п-ова Камчатка и др. Об издании списков видов редких и исчезающих растений Мурманской обл. и Северной Осетии сообщили представители Лапландского и Северо-Осетинского заповедников, о завершении геоботанического картирования и начале формирования фитоценотек — сотрудники 9 заповедников.

Фенологические наблюдения видов и сообществ (9 докладов и 3 сообщения). Отмечено, что во всех заповедниках, укомплектованных научными кадрами, ведутся наблюдения за динамикой растительности на постоянных пробных площадях и геоботанических профилях. В докладе **Я. Л. Пааль** (заповедник Кивач) показано, как, применяя статистические методы обработки материалов инвентаризации растительности, можно решить проблему типичности и уникальности фитоценозов и тем самым обосновать выбор полигонов мониторинга. На необходимость изучения фенологии зимнезеленых растений указал в своем докладе **К. П. Попов** (Северо-Осетинский заповедник). Опытом организации фенологических наблюдений в заповедниках с большими территориями поделились ботаники одного из самых крупных заповедников страны — Кроноцкого. Изучению сезонных явлений в жизни растений и растительных сообществ были посвящены 6 докладов и сообщений (**В. С. Жмыхова** — Центрально-Черноземный, **Л. В. Снегирева** — Печоро-Илычский, **Н. А. Краснов** — Волжско-Камский и др.).

Разногодичные и многолетние изменения растительности — флуктуации и сукцессии (4 доклада). Многолетние стационарные наблюдения в сочетании с экспериментальными исследованиями в Волжско-Камском заповеднике позволили вскрыть закономерности во взаимоотношениях основных лесообразующих пород — ели и сосны. Природные закономерности на основе анализа плодоношения древесных пород хорошо были продемонстрированы в докладе **Л. В. Поярковой** (Волжско-Камский заповедник). На необходимость возможно более ранних исследований последствий все возрастающего антропогенного воздействия указал в своем выступлении **И. А. Паракецов** (Лапландский заповедник). **И. С. Терешкин** (Мордовский заповедник) обратил внимание на наличие в заповедниках, помимо спонтанных антропогенных влияний, так называемых заповедно-режимных мероприятий — планируемого вмешательства в природные комплексы (сенокошение, рубки и т. п.), которые вносят заметные изменения в растительный покров и функционирование биогеоценозов.

Биологическая продуктивность фитоценозов (2 доклада и 2 сообщения). **В. Н. Второва** (ИЭМЭЖ АН СССР) указала на необходимость изучения продуктивности экосистем как интегрального показателя их функционирования. Именно в биомассе растений находят отражение все взаимодействия растительного компонента с гетеротрофами и абиотической средой. **К. А. Кудинов** (Жигулевский заповедник) проанализировал возможности комплексного изучения биогеоценозов в заповедниках, указал на трудности внедрения экосистемного подхода в ботанические исследования, продемонстрировал метод анализа растительного опада для оценки фитопродукции сообществ. В сообщении **О. И. Семенова-Тян-Шанского** (Лапландский заповедник) высказаны предложения о широком внедрении фотоиллюстративных надзоров, особенно применительно к ягельникам, ягодникам и т. п. О рационализации методов определения урожайности ягодников информировал **Я. Л. Пааль**.

В процессе обсуждения на совещании отмечена недостаточность обобщающих работ, ставящих своей целью прогнозирование процессов изменений, а также комплексных исследований, устанавливающих основные связи в экосистемах. Назрела необходимость определения оптимальных режимов развития растительных сообществ, особенно имеющих в составе редкие и исчезающие виды.

На основе анализа ботанической работы в заповедниках высказаны предложения о территориальном соответствии и необходимости расширения границ некоторых заповедников (**М. И. Гаврилов** — заповедник Малая Сосьва, **А. М. Амирханов** — Северо-Осетинский и др.).

В выступлениях отмечались факторы, сдерживающие ботанические исследования и ограничивающие их результативность: нехватка специального оборудования, дистанционных приборов, трудности с лабораторными и подсобными помещениями, недостаток специалистов, утрата ранее накопленных материалов в периоды ликвидации заповедников и др.

С предложениями по совершенствованию ботанических исследований в заповедниках в рамках фронтальной темы № 1 «Наблюдения явлений и процессов, происходящих в природном комплексе заповедника» (Летопись природы) и внедрению новой программы выступили представители ЦНИЛ Главохоты РСФСР (**Ю. Д. Нухимовская**) и АН СССР (**К. П. Филонов**).

Общий анализ ботанических работ в заповедниках с указаниями на их результативность дали начальник отдела заповедников Главохоты РСФСР **А. М. Шалыбков** и зав. отделом заповедников ЦНИЛ **В. В. Дежкин**.

РЕШЕНИЕ ТЕМАТИЧЕСКОГО СОВЕЩАНИЯ «ИССЛЕДОВАНИЕ ЕСТЕСТВЕННЫХ ПРИРОДНЫХ ПРОЦЕССОВ В РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВАХ ЗАПОВЕДНИКОВ»

Совещание констатирует.

В истекшем пятилетии во всех заповедниках исследования ботанического направления велись в рамках фронтальной темы № 1 «Наблюдения явлений и процессов, происходящих в природном комплексе заповедника». В 12 заповедниках осуществлены работы по инвентаризации флоры, в 9 — выполнялось геоботаническое картографирование, в 5 — разработаны целевые темы лесоводственно-ботанического направления. Актуальность исследований с учетом специфики заповедников несомненна.

Завершена инвентаризация флоры сосудистых растений в Алтайском, Тебердинском, Жигулевском заповедниках, 8 (Кивач, Башкирский, Кандалакшский, Кроноцкий, Лапландский, Малая Сосьва, Мордовский, Печоро-Илычский) продолжают разработку темы № 2 «Инвентаризация флоры сосудистых растений» в текущем пятилетии.

В ряде заповедников выполнены работы по инвентаризации низших растений и мхов. Завершено геоботаническое картографирование в Кроноцком заповеднике. В 7 заповедниках эти работы продолжаются.

Уровень научных исследований в основном отвечает требованиям времени, во многих заповедниках применяют современные методы исследования с внедрением количественных показателей, статистических обработок и перфокартирование (Центрально-Черноземный, Кивач, Жигулевский, Алтайский, Кроноцкий, Столбы, Тебердинский, Печоро-Илычский, Байкальский). В большинстве заповедников организованы и функционируют фенологические стационары, заложены геоботанические профили, выделены ключевые участки и эталонные биогеоценозы. Объем выполненных работ, как правило, соответствует возможностям заповедников в плане материально-технического оснащения и обеспеченности кадрами.

О результативности исследований свидетельствуют научные публикации. За 1976—1980 гг. опубликовано более 200 научных статей ботанического направления. Изданы и подготовлены к печати монографии, Красные книги, выполнены кандидатские диссертации. Ряд заповедников (Тебердинский, Столбы, Дарвинский, Байкальский, Жигулевский) дали практические предложения и рекомендации для внедрения в народное хозяйство.

Кроме того, участники совещания заслушали информацию руководителей научных коллективов о результатах научно-исследовательских работ за X пятилетку, обсудили проект программы ведения Летописи природы в заповедниках, подготовленный в ЦНИЛ Главохоты РСФСР.

Наряду с положительными результатами совещание отмечает:

1. Все еще имеет место недовыполнение требований программы ботанических исследований в плане темы № 1.

2. Значительным тормозом в выполнении научных исследований являются отсутствие четкой унифицированной программы по фронтальной теме и регламентированного объема работ, слабая оснащенность заповедников приборами и научным оборудованием.

3. В некоторых заповедниках заметно слабое методическое руководство исследованиями, отсутствует кураторство со стороны академических учреждений, медленно внедряются современные методические разработки.

4. Явно недостаточно внимания уделяется инвентаризации малоизученных групп флоры низших растений и мхов.

5. Слабо внедряется опыт комплексного изучения биогеоценозов — их морфологической и организационной структуры, биологической продуктивности. Совершенно отсутствуют работы по моделированию и прогнозированию динамики биогеоценозов.

6. Исполнительский уровень научных исследований в разных заповедниках резко различается. До сих пор не реализованы предложения по организации школ-семинаров повышения уровня квалификации научных сотрудников.

7. Ряд заповедников недооценивает необходимость разработки рекомендаций для внедрения в народное хозяйство.

Совещание считает необходимым устранить отмеченные недостатки, для чего следует:

1. Совершенствовать программу ботанических исследований, уделить должное внимание изучению динамических процессов в сообществах, слежению за редкими и исчезающими видами флоры. Постоянно изыскивать возможности улучшения материально-технического оснащения.

Заповедникам в срок до 1 I 1982 разработать перспективные планы ботанических исследований. В целях рассмотрения вопроса о материальном оснащении лабораторий внести предложения по их укомплектованию приборами и научным оборудованием.

2. Улучшить методическое руководство исследованиями, шире практиковать кураторство ботанических исследований со стороны академических научных учреждений. Организовать систематическое рецензирование программ, отчетов по завершенным темам и книг Летописи природы. Повысить результативность работы членов научно-методической группы Главохоты РСФСР.

3. Теснее увязывать ботанические исследования с деятельностью Всесоюзного ботанического общества. Осуществлять обсуждение программ и отчетов на заседаниях отделений Общества.

4. Шире привлекать к разработке тем специалистов академических научных учреждений и активнее консультироваться у систематиков-флористов, используя для этого как научное содружество, так и хозяйственные договоры.

5. Практиковать обмен опытом ботанических исследований между заповедниками по регионам, особенно по вопросам внедрения новых методов исследований (организации долгосрочных стационаров, перфокартирования, статистических методов и т. п.).

Просить Главохоту РСФСР рассмотреть вопрос об организации школ-семинаров повышения уровня квалификации научных сотрудников, стажировок.

6. Поручить заповедникам Тебердинскому, Центрально-Черноземному, Кроноцкому, Северо-Осетинскому, Кивач и Столбы подготовить ведомственные рекомендации по использованию современных методических руководств в ботанических исследованиях. Осуществить попытку регламентации состава исполнителей и объема работ по программе Летописи природы.

Организацию работ возложить на Кроноцкий заповедник. Срок исполнения — октябрь 1982 г.

7. В целях повышения результативности и эффективности научных исследований заповедникам в срок до 10 января 1982 г. рассмотреть возможности реализации результатов научных исследований, разработать проекты планов внедрения рекомендаций в народное хозяйство.

8. Просить издательский отдел ЦНИЛ Главохоты РСФСР дать информационное сообщение о работе совещания в «Ботаническом журнале». Рассмотреть возможность публикации материалов совещания в одном из сборников ЦНИЛ.

9. Шире привлекать ботаников — сотрудников заповедников к издательской деятельности.

10. Принять к сведению информацию руководителей научных отделов заповедников об итогах научно-исследовательской деятельности в X пятилетке. Одобрить в целом направление научных исследований в заповедниках.

11. Одобрить проект программы ведения Летописи природы с поправками и замечаниями, сделанными заповедниками. Предложить заповедникам проводить работу по теме № 1, руководствуясь проектом программы.

Поручить отделу заповедников ЦНИЛ Главохоты РСФСР просить Лабораторию охраны и рационального использования экосистем ИЭМЭЖ АН СССР разработать окончательный вариант программы Летописи природы к апрелю 1982 г.

12. Просить Главное управление рассмотреть вопрос о возможности централизованного депонирования рукописей завершенных научных отчетов государственных заповедников.

Совещание выражает благодарность его организаторам и устроителям за предоставленную возможность общения специалистам-ботаникам и обмена опытом и информацией между ними.

А. Т. Науменко, Ю. Д. Нухимовская.

Кроноцкий государственный заповедник,
пос. Близово Камчатской обл.,
ЦНИЛ Главохоты РСФСР,
Москва.

Получено 25 XII 1981.

УДК 002.704.31 : (631.5+581.524.44)

III ВСЕСОЮЗНОЕ СОВЕЩАНИЕ ПО ПРОБЛЕМАМ АГРОФИТОЦЕНОЛОГИИ И АГРОБИОГЕОЦЕНОЛОГИИ (Удмуртский государственный университет, Ижевск, 21—24 VIII 1981)

V. V. TUGANAJEV. THE THIRD ALL-UNION CONFERENCE ON THE PROBLEMS IN AGROPHYTOCOENOLOGY AND AGROBIOGEOCOENOLOGY (UDMURTIA STATE UNIVERSITY, IZHEVSK, AUGUST 21—24, 1981)

21—24 VIII 1981 г. в г. Ижевске на базе Удмуртского государственного университета им. 50-летия СССР (УГУ) в соответствии с утвержденным Министерством высшего и среднего специального образования СССР планом Всесоюзных научных и научно-технических совещаний, конференций, симпозиумов и семинаров на 1981 г., согласованным с Государственным Комитетом СССР по науке и технике, состоялось Всесоюзное совещание по проблемам агрофитоценологии и агробиогеоценологии. В работе совещания участвовали 131 человек, главным образом геоботаники, экологи, физиологи растений, растениеводы, представляющие 49 научных, научно-производственных учреждений и вузов из различных регионов страны.

На пленарном заседании были заслушаны доклады по теории агрофитоценологии и агробиогеоценологии.

Доклад **М. В. Маркова** (Казанский государственный университет, КГУ) «Посев культурных растений (агробиоценоз) как биосистема» был посвящен рассмотрению агрофитоценозов (на примере посевов озимой ржи) как специфических регулируемых человеком биосистем.

А. М. Гродзинский (Центральный республиканский ботанический сад АН УССР, ЦРБС) в докладе «Основные проблемы агрофитоценологии и агробиогеоценологии» указал на необходимость геоботанического изучения культивируемой растительности. По мнению докладчика, основным объектом агрофитоценологии должны быть посевы и посадки полевых культурных растений, а агробиогеоценологии — поле, сельскохозяйственное угодье со всеми присущими ему элементами.

В. В. Туганаев (УГУ) выступил с докладом «Современная агрофитоценология и возможные пути ее развития», в котором рассмотрел ряд проблем: объем понятия «агрофитоценоз», ценотический статус культурных и сорных растений, принципы выделения агрофитоценотипов, подбор компонентов для полидоминантных агрофитоценозов, классификация полевой растительности, экологическая оптимизация аграрного ландшафта и др.

Н. Е. Воробьев (Крымский сельскохозяйственный институт) в докладе «Сорные растения как объект агрофитоценотических исследований» показал перспективность синэкологического подхода при изучении сегетальных сорных растений и разработке мер по снижению их численности.

Доклад **Б. М. Миркина** (Башкирский государственный университет, БГУ) «О связях эв- и агрофитоценологии» был посвящен сопоставлению природных и культивируемых сообществ друг с другом. Докладчик сделал вывод о недопустимости как полного уподобления агрофитоценозов природным сообществам («эвфитоценозам»), так и отрицания связи между ними. В современной агрофитоценологии, по Миркину, развиваются три направления: инвентаризационное, структурно-функциональное и конструктивное.

К. А. Куркин (Мещерский филиал ВНИИ гидротехники и мелиорации) сделал доклад на тему «Конструирование высокопродуктивных луговых агрофитоценозов и агробиогеоценозов на основе системного анализа». Он выдвинул и обосновал критерии подбора компонен-

тов при создании высокопродуктивных луговых агрофитоценозов для определенных экологических ситуаций.

А. А. Часовенная (Ленинградский государственный университет, ЛГУ) изложила свое представление о сущности понятия «агрофитоценоз». С ее точки зрения, «агрофитоценоз есть искусственно создаваемая и целенаправленно регулируемая, однородная по составу и строению группировка культивируемых и сопутствующих растений, совместно произрастающих на относительно однородном участке территории, где растения находятся в тесных взаимоотношениях друг с другом и со средой».

И. Х. Блюменталь (ЛГУ) в докладе «Принципы классификации культивируемых фитоценозов» рекомендовал классифицировать агрофитоценозы по тем же критериям, что и природные сообщества, и предложил иерархическую систему таксономических единиц от групп отделов до ассоциаций и субассоциаций.

Г. С. Розенберг (Институт биологии Башкирского филиала АН СССР) в своем выступлении на тему «О математическом моделировании в агрофитоценологии» высоко оценил метод построения прогнозных саморегулирующих моделей по алгоритмам А. Г. Ивахненко и доказал перспективность использования математических моделей для объяснения процессов, протекающих в агрофитоценозах.

На совещании работало две группы секций (I и II).

I. 1. Секция «Агробиоценозы, их состав и разнообразие». В докладах, заслушанных на этой секции, получили освещение вопросы популяционной агрофитоценологии (**Е. Л. Любарский, Т. Н. Добрецова, А. С. Казанцева, С. Н. Неуструева** — КГУ; **В. Н. Егорова, Х. П. Мамаева** — Московский государственный педагогический институт им. В. И. Ленина), состав сегетальных сорных и культурных растений и разнообразие агрофитоценозов различных регионов СССР (**И. Г. Ибрагимов** — Дагестанский государственный университет; **В. И. Кондратенко** — ВНИИ защиты растений, Ленинград—Пушкин, ВИЗР; **М. З. Сафиуллин** — Арзамасский государственный педагогический институт; **В. В. Туганаев, В. А. Тычинин, Н. А. Гапонцева, Л. В. Хохлова** — УГУ; **Л. М. Абрамова** — БГУ; **Ф. Д. Гамор, В. И. Комендар** — Ужгородский государственный университет; **Г. И. Барабаш, Г. М. Камаева** — Воронежский государственный университет; **Е. И. Михайлова** — Марийский государственный университет; **Г. П. Петров, Е. В. Собенников** — Ижевский сельскохозяйственный институт, ИСИ), история агрофитоценозов по материалам палеоэтноботанических исследований (**Т. П. Ефимова** — УГУ), сезонная и многолетняя динамика полевых и газонных многолетних агрофитоценозов (**Е. Б. Поспелова, Н. С. Нечаева** — Московский государственный университет, МГУ; **Н. Г. Ильминских, В. И. Рощиненко, В. В. Туганаев** — УГУ).

I. 2. Секция «Регуляция численности компонентов агрофитоценозов». **А. В. Воеводин** (ВИЗР) рассмотрел гербициды как фактор, вызывающий существенные изменения состава и количественных соотношений между видами сорных растений. Установлено появление устойчивых к гербицидам форм у некоторых видов засорителей полей. Об итогах своих исследований по применению гербицидов в снижении засоренности посевов рассказали **З. Б. Валеева** (ВНИИ овощеводства и бахчеводства, г. Астрахань), **А. Д. Конев** (Удмуртская сельскохозяйственная опытная станция — УСОС). **Г. Е. Сергеев, В. И. Кондратенко** и **А. В. Воеводин** (ВИЗР) на основе регрессионного анализа предложили новый математический метод оценки конкурентоспособности растений в агрофитоценозах. **А. С. Кольцов** (ИСИ) изложил результаты изучения биологии двух распространенных в Нечерноземье полевых сорняков — осота полевого и пырея ползучего. В борьбе со снежной плесенью интересный биологический метод использовал **А. И. Золотарев** (ИСИ).

I. 3. Секция «Структура и продуктивность агробиогеоценозов». **А. М. Гродзинский, Э. А. Головко, Н. М. Прутенская** (ЦРБС) доказали принципиальную возможность бессменного возделывания витаминосодержащих культур на искусственном субстрате с досвечиванием растений люминесцентными и ксеноновыми лампами. **Г. Г. Кузяхметов** (БГУ) изложил материалы по структуре и составу альгосинузий в посевах чистых и смешанных культур. В докладе **Г. Г. Кузяхметова** и **Р. Г. Минибаева** (БГУ) основное внимание уделено оценке функциональной роли почвенных водорослей в агробиогеоценозах. **М. В.** и **М. Вит. Марковы** (КГУ) выделили 5 этапов развития биосистемы озимой ржи; каждый этап протекает в определенных эколого-ценотических условиях. **В. И. Родионов** и **К. В. Родин** (Горьковский государственный университет) с целью привлечения полезных насекомых на поля в посевы зерновых культур подсевали медоносные растения, что расширило кормовую базу пчел и дало положительный эффект в борьбе с вредными насекомыми. **В. М. Холзаков** и **Л. А. Демин** (ИСИ) предложили при расчете дозы

удобрений учитывать не только хозяйственно отчуждаемую часть урожая, но и пожнивные остатки и сорные растения.

II. 1. Секция «Факториальная агробиоценология». **В. Г. Боев** и **Р. Г. Минибаев** (БГУ) изучали влияние рельефа на синузии сорных растений, почвенные водоросли и мезофауну и предложили в пределах типов агробиогеоценозов выделять топографические варианты и антропогенные модификации в связи с различным направлением хозяйственной деятельности человека. Влияние предшествующих на последующие за ними культуры исследовали **М. В. Марков** (КГУ) и **Т. А. Терехина** (Алтайский государственный университет). **Ф. З. Валеев** (Татарский НИИ сельского хозяйства) выявил разные группы сорных растений по реакции на противоэрозионную обработку почв. **В. В. Туганаев** (УГУ), **Л. М. Абрамова** и **К. М. Рудаков** (БГУ) статистически достоверно доказали, что характер распространения сорных растений в большей степени зависит от типа почв и в меньшей — от вида возделываемой культуры. **Л. Г. Наумова** и **Ф. М. Ханов** (БГУ) установили экологическую определенность ассоциаций, выделенных на флористической основе. В докладе **Р. Г. Минибаева** (БГУ), **Р. Р. Кабирова** и **Р. Х. Хазиповой** (Башкирский государственный педагогический институт) показано значение почвенных водорослей как индикаторов условий внешней среды. В докладах **М. Ф. Кузнецова** (УГУ) и сотрудников ИСИ **Е. Г. Вараксиной, Н. А. Канунниковой, В. П. Ковриго, Л. Н. Крыловой** обсуждены вопросы влияния некоторых экологических и биологических факторов на продуктивность агрофитоценозов. **Ю. А. Романов** (УСОС) рассказал об итогах изучения влияния различного режима увлажнения на распределение корней в почве. **К. А. Уразаев** (Казанский ветеринарный институт) затронул вопрос об участии домашних животных в биологическом круговороте веществ.

II. 2. Секция «Взаимоотношение организмов в агроценозах». **Б. И. Якушев** (Институт экспериментальной ботаники АН БССР, ИЭБ) выступил с докладом «Конкурентный потенциал растений». Для количественной оценки конкурентного потенциала растений он использовал произведение величины сосущей силы корней на отношение «масса корней растений/активная поверхность корня».

Значительная часть докладов была посвящена рассмотрению аллелопатических эффектов, проявляющихся при совместном произрастании растений (**Г. Г. Баранецкий** — Львовский медицинский институт; **П. А. Мороз** — ЦРБС; **И. Т. Гут** — Львовский лесотехнический институт; **Э. А. Головко, П. И. Бойко, Т. С. Шроль, Н. И. Прутенская, Г. А. Романова, Т. М. Биляновская, Р. В. Кирилюк, Т. И. Бойченко, П. А. Мороз** (ЦРБС), **Х. Г. Губайдуллин, М. К. Харисов** (Башкирский НИИ сельского хозяйства), **Б. М. Миркин** (БГУ); **П. В. Юрин, Г. В. Смирнов** (МГУ); **Н. М. Ковриго, Т. Н. Бодрова** (УГУ); **А. О. Тарасов. Т. В. Быховская, А. Б. Семенова** (Саратовский государственный университет).

II. 3. Секция «Экология и биология компонентов агрофитоценозов». **И. К. Киршин, А. В. Мальцев** (Уральский государственный университет) получили хорошие результаты при создании газонов из местной популяции овсяницы красной, применяя широкорядный посев.

Широкорядный посев как наиболее подходящий способ возделывания овсяницы луговой для получения семян получил высокую оценку в докладе **В. Н. Афанасьевой** (Казанский ветеринарный институт). **Г. И. Таршис** (Свердловский педагогический институт) изложила содержание новой классификации жизненных форм травянистых растений на примере многолетних сегетальных сорняков. **И. Ф. Минько, И. А. Кауров, Т. А. Будкевич** (ИЭБ) установили прямую зависимость семенной продуктивности и некоторых морфо-физиологических признаков сортов люцерны от поглощающей способности и величины физиологически активной поверхности корней. Влияние экологических (удобрение и полив) и ценотических (режим окружения разными видами растений) факторов изучали **Н. Д. Антонова** (БГУ) и **Т. Г. Горская** и **Е. А. Обыденова** (Башкирский филиал АН СССР). **А. М. Туликов** (Сельскохозяйственная академия им. К. А. Тимирязева) получил материалы, свидетельствующие о фитоценотической гетерогенности различных сортов ячменя. **Т. Н. Ульянова** (ВНИИ растениеводства, Ленинград) рассмотрела эволюцию биотипов у сегетальных сорняков.

II. 4. Секция «Экологическая оптимизация сельскохозяйственного ландшафта». При исследовании агроландшафтов следует подходить к ним как к сложным многокомпонентным системам — агробиогеоценозам и их совокупностям — такова суть выступления **В. И. Булатова** (ВАСХНИЛ, Сибирское отделение). **С. И. Зарубин** (Тюменский сельскохозяйственный институт) рассмотрел взаимоотношения природных и искусственных компонентов в мелиорируемых системах в условиях Тюменской обл. **В. П. Иванов, В. И. Кириллина** и **Г. П. Цюпа** (Институт физиологии растений АН СССР, ИФР) изучали режимы минерального питания и орошения с целью получения

запланированного урожая посевов сельскохозяйственных культур. Сотрудники УГУ **В. В. Туганаев, Н. Е. Зубцовский, Д. В. Константинов, В. И. Рощиненко, А. А. Ситдиков, Г. Н. Зайнутдинова, И. К. Чирков** и **А. Н. Пузырев** сообщили о своих исследованиях по оптимизации аграрного ландшафта на территории Удмуртии. Подобные исследования проводятся и в Татарии. Об этом сделали доклад сотрудники Татарской лесной опытной станции ВНИИ лесомелиорации **И. Р. Уразов** и **И. С. Хасанкаев.**

II. 5. Секция «Фитоценотические аспекты кормопроизводства». Доклады, прочитанные на этой секции, можно разделить на две группы: 1) интродукционные: с целью расширения ассортимента возделываемых растений, укрепления кормовой базы предлагается ввести в культуру новые виды (**Н. А. Амирханов, Х. А. Келдияров, М. И. Икрамов, Х. Нормурадов** — Самаркандский государственный университет; **И. Х. Хамданов, А. У. Умирзаков** — Самаркандский сельскохозяйственный институт); 2) конструкционно-фитоценотические: разработка принципов создания многокомпонентных агрофитоценозов из многолетних растений (**В. П. Иванов** — ИФР и **Р. И. Владыкина** — УСОС; **Д. С. Дзыбов** — Ставропольский НИИ сельского хозяйства; **С. С. Лавров, Б. П. Коротков, В. Г. Дикарев, Н. А. Ященко** — ВНИИ кормов; **Я. Мовчан, В. Соломаха** — Институт ботаники АН УССР; **В. Г. Стрельцова** — Институт биологии Якутского филиала АН СССР).

Участники совещания приняли резолюцию, в которой отмечены основные достижения агрофитоценологии и агробиогеоценологии за десятую пятилетку и намечены пути дальнейшего развития указанных научных направлений. Определен состав кураторов проблем агрофитоценологии и агробиогеоценологии, в него вошли Н. Е. Воробьев (Симферополь), Э. А. Головко (Киев), А. М. Гродзинский (Киев), В. П. Иванов (Москва), М. Вит. Марков (Казань), Б. М. Миркин (Уфа), Р. Г. Минибаев (Уфа), В. В. Туганаев (Ижевск), А. А. Часовенная (Ленинград), К. А. Куркин (Солотча), Т. С. Чибрик (Свердловск), П. В. Юрин (Москва). Следующее совещание намечено провести в г. Минске на базе Института экспериментальной ботаники АН БССР.

Для участников совещания была организована экскурсия на поля Удмуртской сельскохозяйственной опытной станции, в окрестности г. Ижевска и в г. Воткинск.

В. В. Туганаев.

Удмуртский государственный университет,
Ижевск.

Получено 7 XII 1981.

CONTENTS

СОДЕРЖАНИЕ

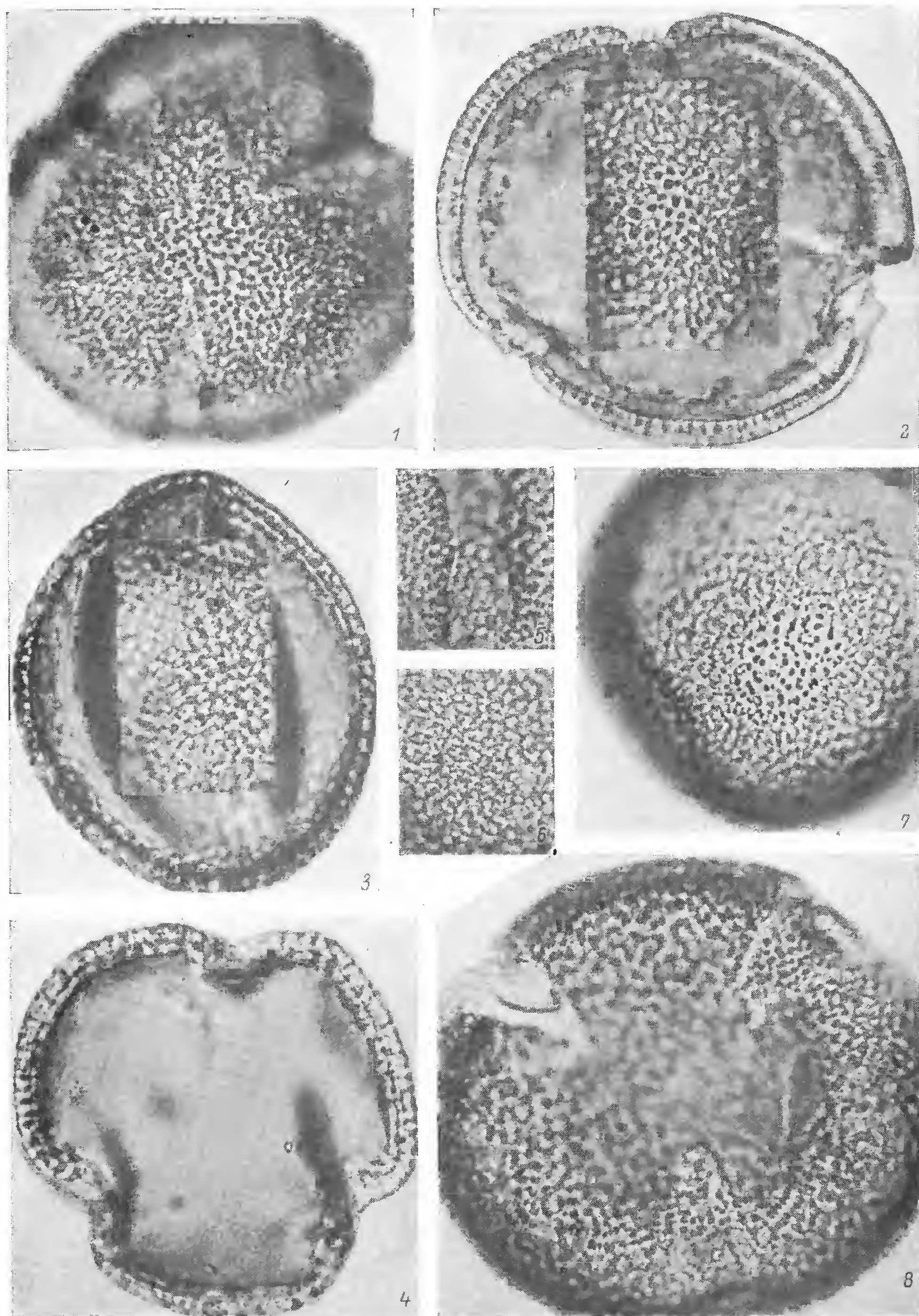


Рис. 1. Пыльцевые зерна видов рода ***Nelumbo*** (ацетолизированные), ×1000 (СМ).

1, *2* — *N. lutea*. Cuba, Santiago, Prov. Pinar del Rio, laguna Sabanalamar, 1968, № 1284, Moncada; *3*, *4* — *N. lutea*. Flora texana, 1851, № 662, Lindheimer; *5—8* — *N. nucifera*. China, 1831, Bunge.

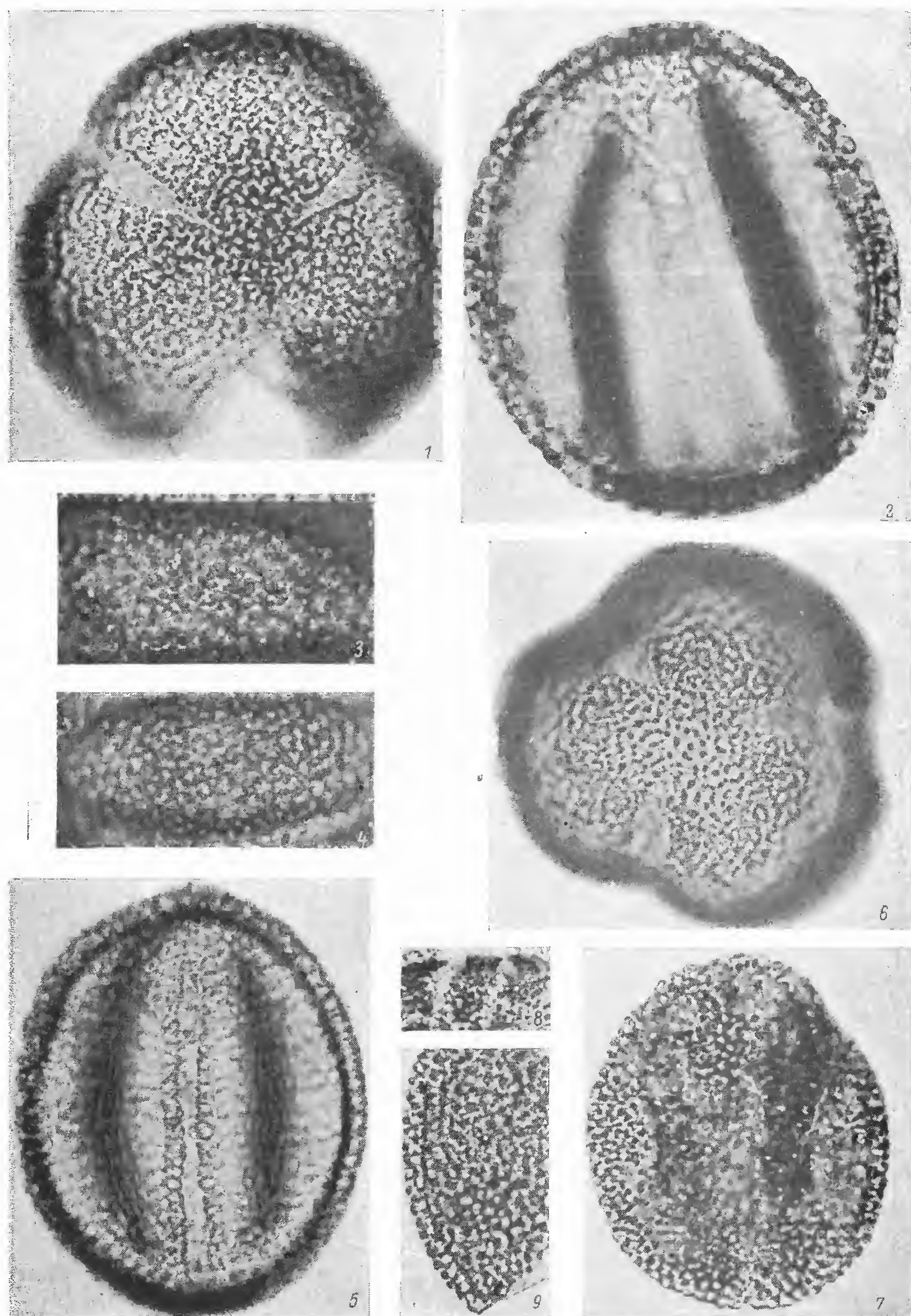


Рис. 2. Пыльцевые зерна видов рода *Nelumbo* (ацетолизированные), ×1000 (СМ).

1—3 — *N. nucifera*. N. W. India, Herb. Royle; *4—6* — *N. nucifera*. Fl. Cumming Insul. Phillippinae; *7—9* — *N. europaea*. Ископаемый, средний миоцен (Тамбовская обл.).

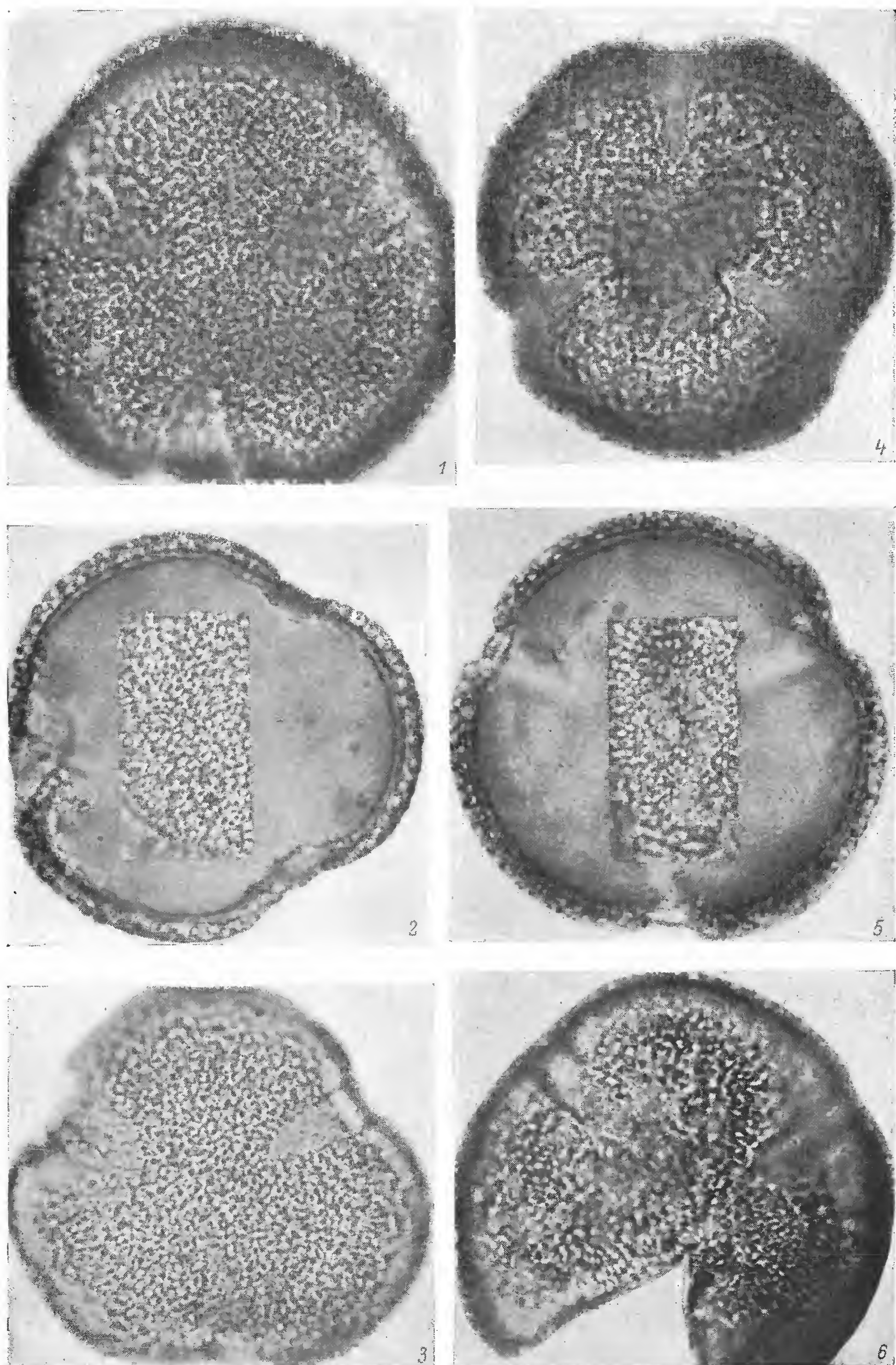


Рис. 3. Пыльцевые зерна видов рода *Nelumbo* (ацетолизированные), ×1000 (СМ).

1 — *N. caspica*. Астраханский заповедник, 1954, Снигиревская; *2*, *3* — *N. caspica*. АзССР, около о. Кулагина, 1946, Дюжина; *4*, *5* — *N. komarovii*. Бывш. Приморская губ., Никольско-Уссурийский у., 1924, № 3507, Алисова; *6* — *N. nucifera*. Kashmir (cult.), 1964, Herb. Falconer.

К с. 138

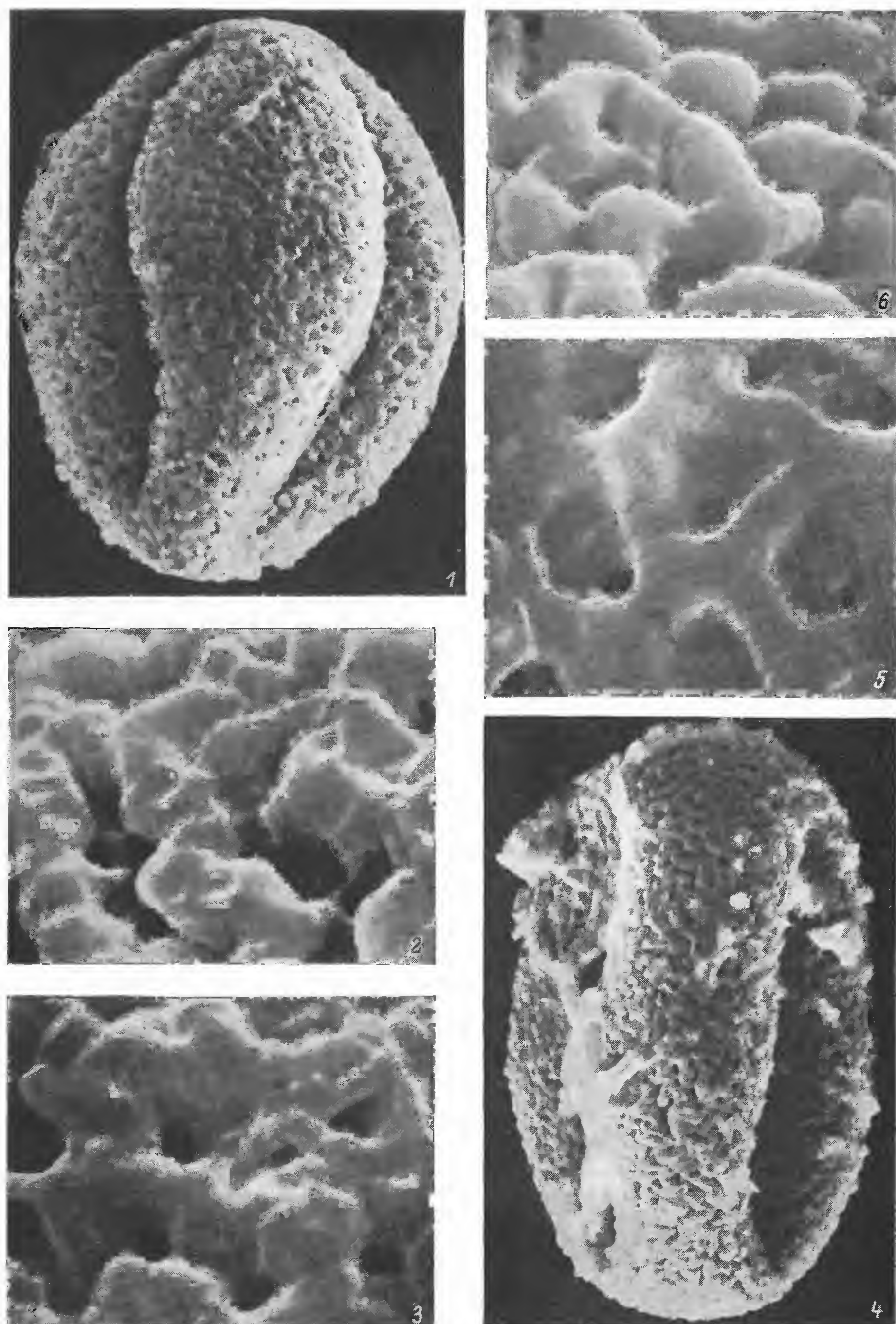


Рис. 4. Пыльцевые зерна видов рода *Nelumbo* (неацетолизированные) (СЭМ).

1—3 — *N. nucifera* (*1* — ×1500; *2, 3* — ×10 000). Fl. Cumming Insul. Phillippinae; стенки ячей бугристые, гребенчатые; *4, 6* — *N. nucifera* (*4* — ×1500, *6* — ×10 000). Kashmir (cult.), 1964, Herb. Falconer; стенки ячей гладкие, без гребней; *5* — *N. nucifera* (×1500). China, 1831, Bunge; стенки ячей гладкие, без гребней.

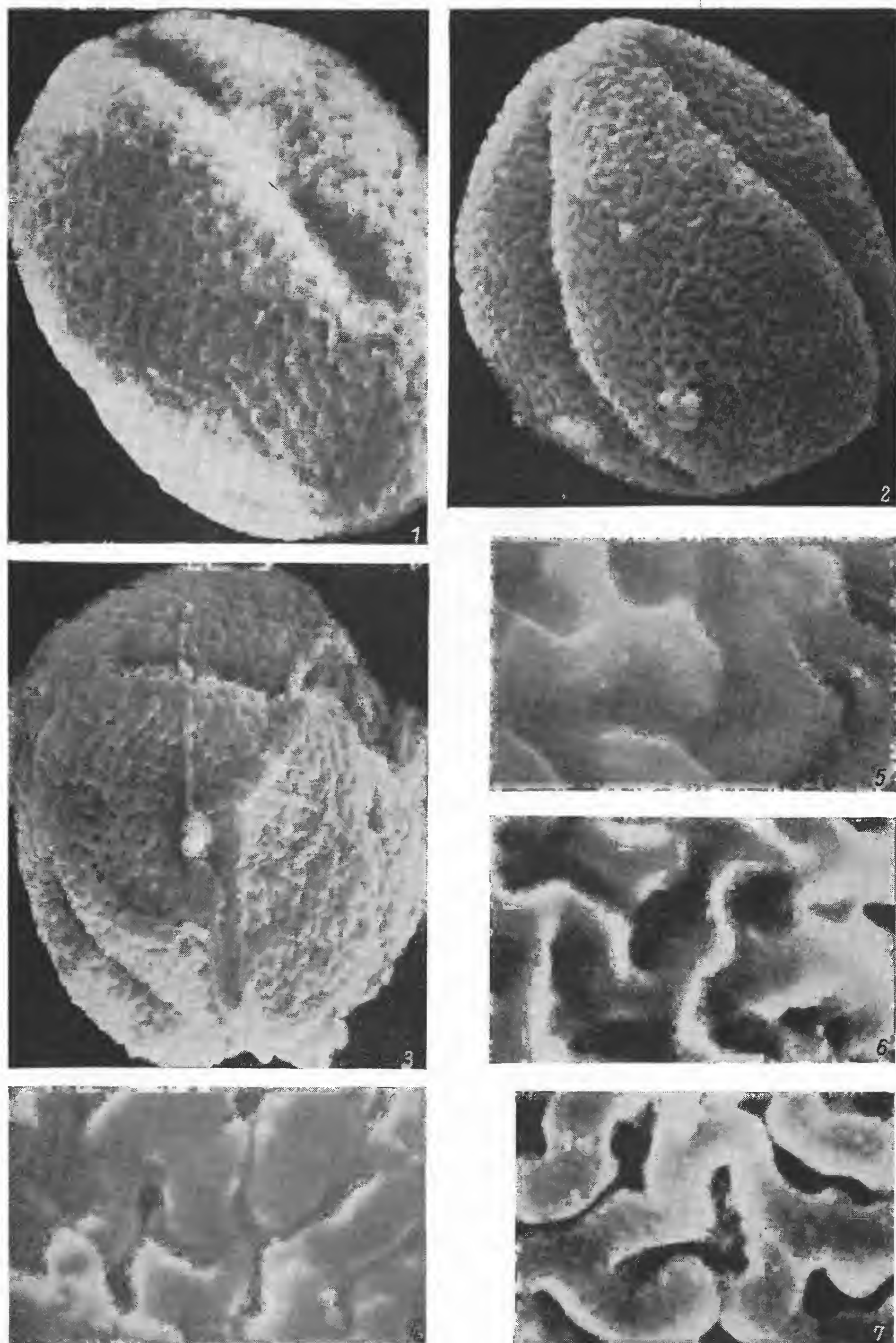


Рис. 5. Пыльцевые зерна видов рода *Nelumbo* (неацетолизированные) (СЭМ).

1, 6 — *N. caspica* (*1* — ×1250, *6* — ×13 500). Астраханский заповедник, 1954, Снигиревская; стенки ячей гладкие, без гребней; *2, 5* — *N. komarovii* (*2* — ×1500, *5* — ×10 000). Бывш. Приморская губ., Никольско-Уссурийский у., 1924, № 3507, Алисова; стенки ячей гладкие, без гребней; *3, 4* — *N. lutea* (*3* — ×1500, *4* — ×10 000). Cuba, Prov. Las Villas, Soledad (cult.), 1932, № 6014, Acuna; стенки ячей гладкие, без гребней; *7* — *N. lutea* (увел. около 10 000, из Walker, Doyle, 1975); стенки ячей гладкие, без гребней.

К с. 138

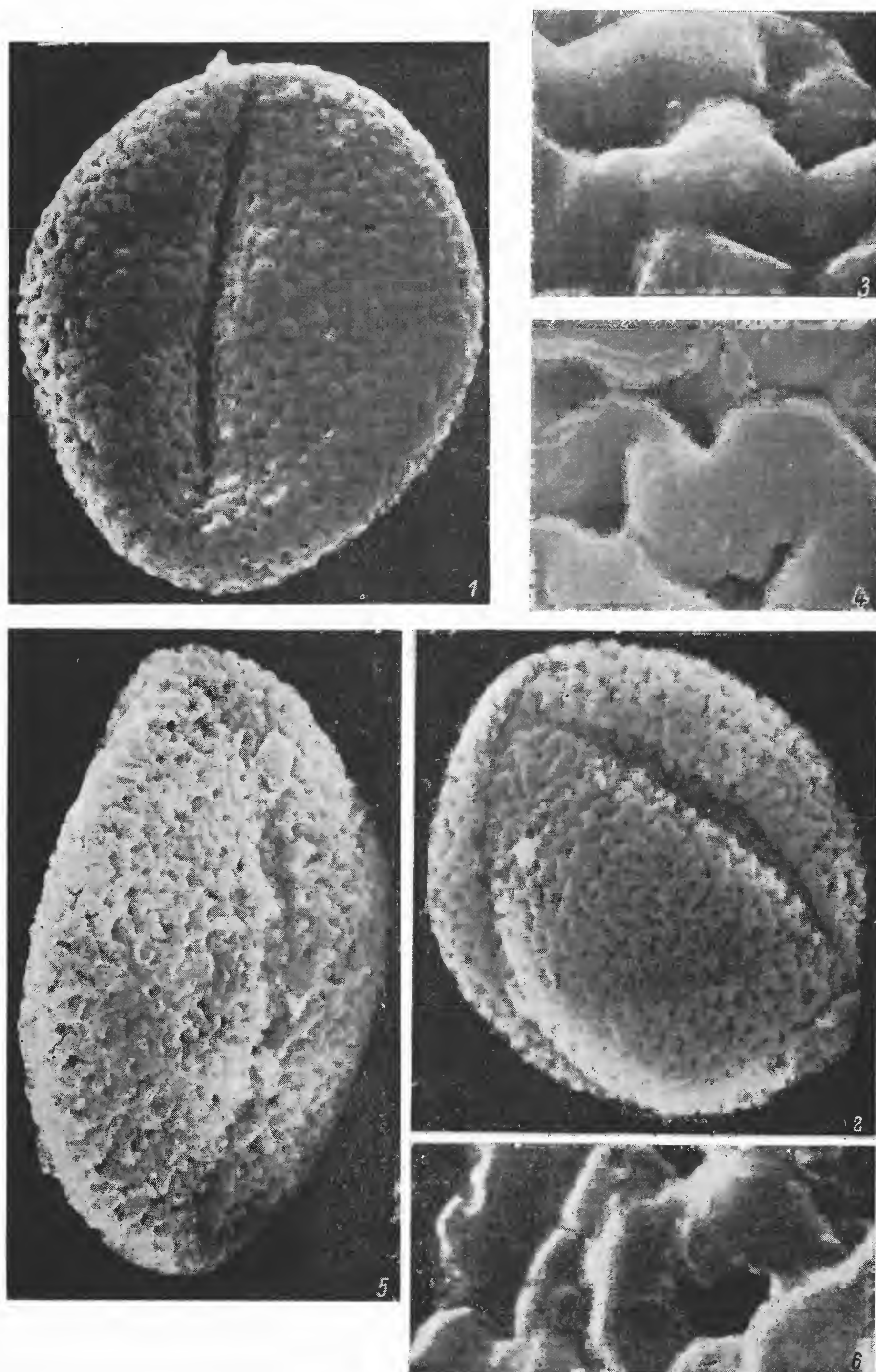
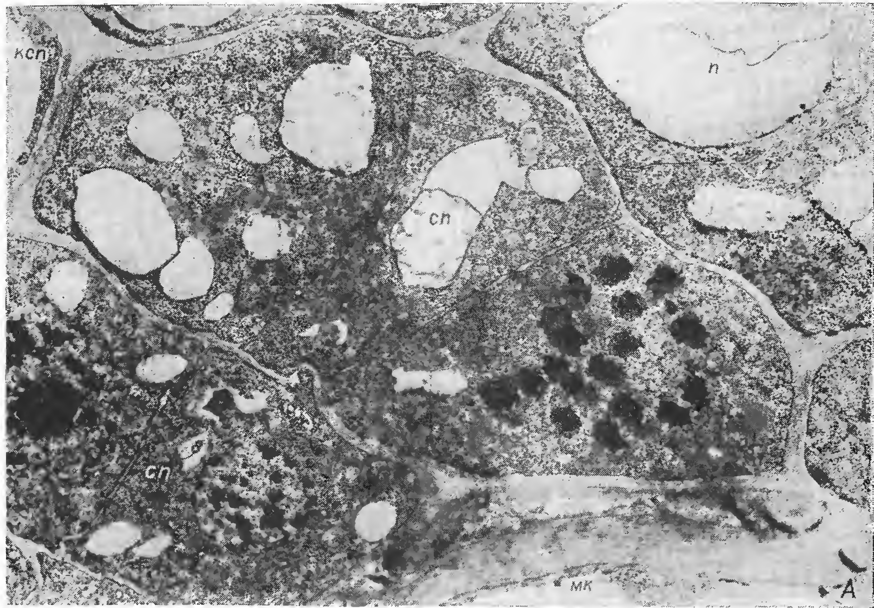
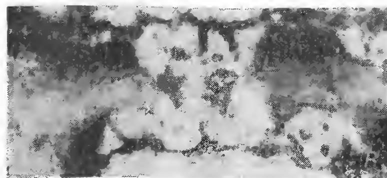


Рис. 6. Пыльцевые зерна видов *Nelumbo* (неацетолизированные) (СЭМ).

1—4 — *N. europaea*, ископаемый вид, средний миоцен (*1*, *2* — ×1500; *3*, *4* — ×10 000). Тамбовская обл.; стенки ячей гладкие, без гребней; *5*, *6* — *N. nucifera* (*5* — ×1500, *6* — ×10 000). N. W, India, Herb. Royle; стенки ячей бугорчатые, с гребнями.







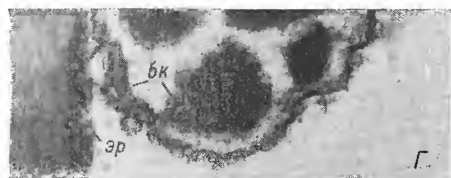


Рис. 3. Группа делящихся клеток стелярной паренхимы (*А*), ×5600; образование новых флоэмных элементов в участке материнского корня, прилегающем к основанию бокового корня (*Б*), ×5600; отложение каллозы в клеточной оболочке между ситовидной трубкой материнского корня и связующим элементом (*В*), ×18 400; пластида с кристаллами белка и цистернами эндоплазматического ретикулума во вновь сформировавшемся ситовидном элементе (*Г*), ×18 400.

эр — эндоплазматический ретикулум, *бк* — белковый кристалл. Остальные обозначения те же, что на рис. 1 и 2.

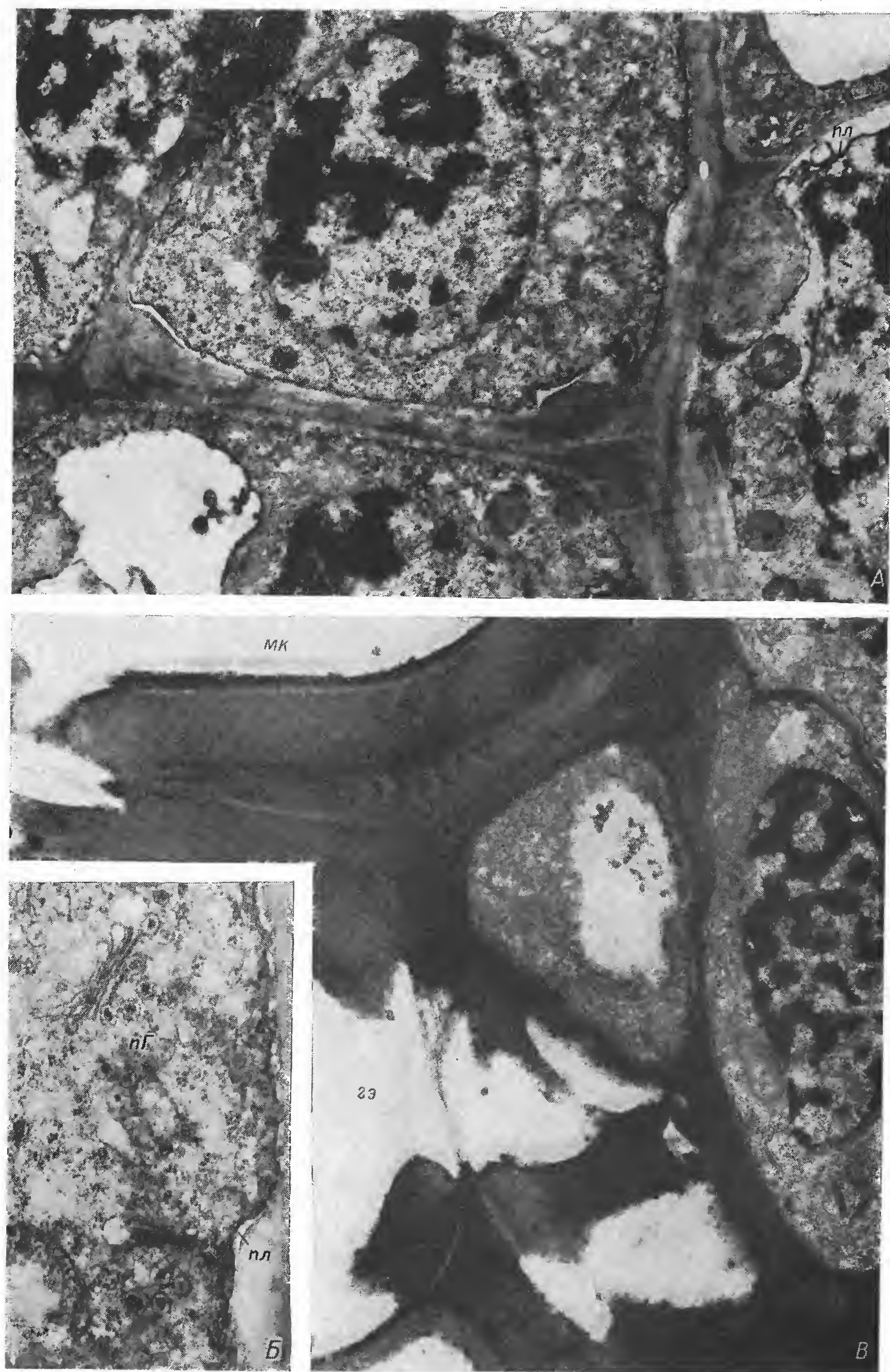


Рис. 4. Дифференциация производных стелярной паренхимы в элементы ксилемы в основании бокового корня (*А*), ×6600; фрагмент дифференцирующейся клетки с диктиосомами и пузырьками Гольджи (*Б*), ×20 000; группа гидроцитных элементов, осуществляющих связь между сосудистой системой материнского и бокового корня (*В*), ×5600.

пл — плазмалемма, *пГ* — пузырьки Гольджи. Остальные обозначения те же, что на рис. 1 и 2.

1 р. 90 к.

Индекс
70056